

تشريح النبات

الاعضاء

اليزابيث ج. كاتر
ترجمة محمد ميلود خليفة

بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ

﴿ رَبِّ أَوْزِعْنِي أَنْ أَشْكُرَ نِعْمَتَكَ الَّتِي أَنْعَمْتَ عَلَيَّ وَعَلَىٰ وَالِدَيَّ وَأَنْ أَعْمَلَ صَالِحًا تَرْضَاهُ وَأَدْخِلْنِي بِرَحْمَتِكَ فِي عِبَادِكَ الصَّالِحِينَ ﴾

قرآن کریم

سورة النمل الآية 19

المحتويات

7	1 - المقدمة
11	2 - الجذر
14	نظريات تنظيم القمة
24	تمايز النسيج
42	منشأ الجذور الجانبية
46	النمو الثانوي
53	3 - الساق: النمو الابتدائي
57	المرستيم القمي
61	نظريات تنظيم القمة
69	التركيب الدقيق
69	التأثيرات البيئية
70	منشأ الاعضاء الجانبية
73	الاستطالة
77	الأنسجة الابتدائية
93	4 - الساق: النمو الثانوي
126	البريدرم
129	5 - الورقة
133	تكوين الورقة
151	انقسام الخلية وتمددتها

156	التركيب الناضج	
186	التركيب والبيئة	
191	التحكم في الشكل	
204	الشيخوخة والسقوط	
211	الزهرة	6 -
216	الانتقال الى الإزهار	
236	الأعضاء الجانبية	
261	الفواكه والبذور	7 -
261	الفراكه	
280	البذور	
289	الأجنة	8 -
309	الملحق: تجارب الفصل	
313	قراءات تالية	
314	المراجع	

المقدمة

يتكون جسم النبات من عدد من الأعضاء: الجذر والساق والأوراق والزهرة. وتشتمل الزهرة على أنواع مختلفة من الأعضاء الجانبية (السبلات والبتللات والأسدية والكرابل وأحياناً بعض الأعضاء العقيمة). وكل عضو، بالتالي، يتكون من عدد من الأنسجة Tissues، ويتكون كل نسيج من عدة خلايا من نوع واحد. وفي الجزء الأول من هذا العمل، تمت دراسة الخلايا والأنسجة؛ وسوف نركز في هذا الجزء على الأعضاء. وربما يوجد الكثير من الأنسجة نفسها في كل عضو، ولكن يختلف تركيبها بالنسبة من واحد لآخر. وفي كل عضو يوجد تداخل (تفاعل) بين الأنسجة المختلفة. وفي الغالب نجد أن كل نسيج يلعب دوراً وظيفياً في العضو الذي يعتبر جزءاً منه، وإلى درجة الانقسام الأساسي ممثلاً بواسطة مكونات الأنسجة المختلفة. وتطور مكونات أجزاء جسم النبات من الجنين سبق تلخيصه في الجزء الأول الفصل 1.

ويُعنى هذا الكتاب بالتنظيم، أو التركيب المنظم، للأنسجة في أعضاء النبات، وخاصة كيفية حدوثه في كل حالة. ويتلخص الهدف من تشريح النبات في هذا الكتاب بالعلاقات المعقدة بين نمو النبات، أو العضو، وتركيبه. وإلى هذا الحد، استعملت نتائج التجارب كلما أمكن ذلك لبحث العوامل التي تتحكم في تركيب النبات. وهذا الهدف ضروري ومحدود إلى حد ما، بسبب ندرة التجارب العملية في بعض الحقول: والتجارب الموجودة تستعمل بكثرة من قبل علماء فسيولوجيا التطور، بدلاً من علماء التشريح؛ ونتوقع من هذا الكتاب والكتاب السابق¹²⁷ أن يحثا علماء التشريح لمتابعة هذه الخطوط من البحث.

ولقد أشير في مكان ما⁵¹³ إلى أن تشريح النبات مشهور على أنه موضوع مستقر إلى حد ما، ولهذا أريد لهذا الفرع أن يستمر (أو يعيش) كعلم حيوي يجب إعادة فحص محتواه الأساسي باستمرار وبتحدي، ويجب على الطلبة باستمرار معرفة ما سيقروونه ثم استنباط طرق جديدة لبحث المشاكل المعتادة.

لم تجر محاولات للمراجعة الكاملة للمراجع المتعلقة بتركيب أعضاء النبات. ولقد بذلت جهود لتغطية المراجع التي تتعلق بالتجارب المناسبة، لأنها لم تتجمع معاً في مكان ما. وإذا اتضح من الدراسات الحديثة أن التركيز قد بدأ بالدراسات القديمة، والمؤلفين الكلاسيكيين، فهذا لم يقلل من فقدان احترامهم والإعجاب بدراساتهم، ولكن يأتي في الاعتقاد بأن هذه المراجع يمكن الحصول عليها بسهولة في مكان ما. ويجب على الطلبة الأخذ في الاعتبار، بأن التشريح المقارن الذي قاده Nehemiah Grew وعلماء التشريح الآخرون، والدراسات الحديثة في حقل التشريح، تكوينان القاعدة الأساسية لكل الدراسات اللاحقة. والنتائج التي تم التوصل إليها بواسطة الأجهزة البدائية مدعاة للإعجاب والمنافسة. والفهم الصحيح للتركيب الأساسي للنبات أو العضو ضروري لتفسير أي من الأعمال التجريبية اللاحقة.

والتفاعل بين التركيب وأيض النبات كثير ومتبادل. على سبيل المثال، تستخدم الأنسجة الوعائية التي من المحتمل أنها مهمة، في نقل المغذيات والهرمونات داخل النبات؛ ومن ناحية أخرى، نجد أن هذه المواد قادرة على تحفيز تكوين الأنسجة الوعائية في النسيج غير المتمايز.

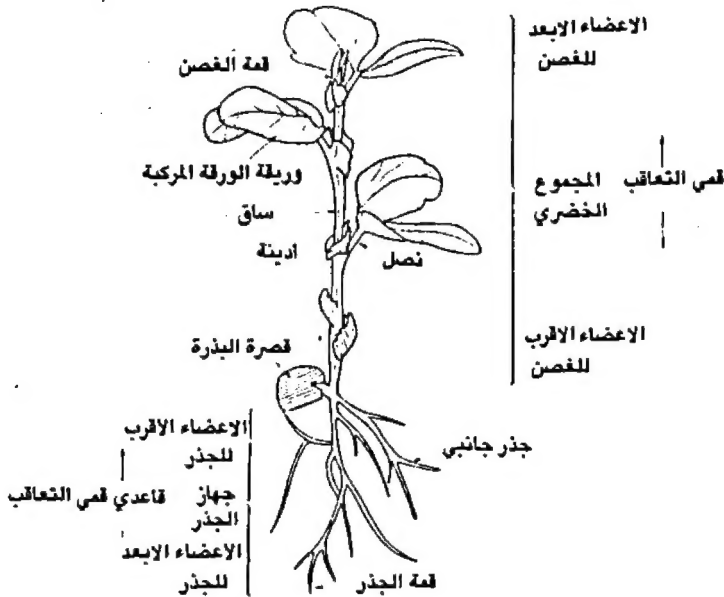
وفي موضوع الفصول اللاحقة نجد أن القارئ سوف يضطرب بتعدد تأثيرات الأكسين على تركيب النبات. وما دامت هذه التأثيرات محتملة لذلك يجب أن تعزى إلى الأنظمة المتشعبة التي يعمل بها الأكسين، وإلى العوامل الأخرى التي ربما تكون فعالة، وقوى التناظر الوظيفي قد اكتسبت بين تأثيرات الأكسين على أنسجة النبات، وتأثيرات وضع العملة في الآلة الثقبية. وفي مثل تلك الحالة، يمكن لنفس العملة أن يستخرج منها علبة دخان، قطعة من الشيكولاته، بعض الحرارة من احتراق الغاز، بعض الكهرباء، علب من العلك، مشروبات بدون كحول، علبة حليب، الخ، طبقاً لنوع الآلة التي وضعت فيها العملة والتي تم تنشيطها بواسطة. وهكذا يمكن أيضاً تنشيط أنظمة متعددة بواسطة الأكسين، وتعتمد النتيجة الأخيرة ليس فقط على الهرمون ولكن أيضاً على النظام - وربما في الخصوص الجينوم (الأداة الوراثية) - التي تعمل عليها. وفي الوقت الحاضر، من الصعب تفسير نتائج التجارب بسبب جهلنا بالأنظمة التجريبية نفسها، وبالأخص مواد النمو الموجودة داخلياً.

والمطلوب بذل جهود أكثر، بواسطة علماء فسيولوجيا النبات والتشريح، لفهم العوامل المتعددة التي تؤثر على تركيب النبات.

ومهما يكن، فإننا نجد أن الجهود التجريبية لتشريح النبات مثمرة ولها قدر كبير من القدرات المستقبلية.

الاصطلاحات:

بعض الاصطلاحات التي تستعمل كثيراً في الأصل وبذلك عرفت هنا (انظر شكل - 1-1).



(شكل 1-1) نبات الفول الفتي موضح الأعضاء المختلفة ويشرح معنى بعض الاصطلاحات.

الأقرب - يوجد قريباً أو ناحية نقطة اتصال العضو.

الأبعد - يوجد بعيداً عن نقطة الاتصال.

قاعدي - من القمة ناحية القاعدة، على سبيل المثال، ربما يحدث التمايز قاعدياً.

قمي - من القاعدة إلى القمة.

احديدايي - يستعمل تكوين جدار الخلية المتكون على الزاوية القائمة على سطح العضو. هذا جدار احديدايي.

البريكلييني - يستعمل لوصف جدار الخلية الذي يتكون موازياً لسطح العضو. بيلاستوكرون Plastochrome الوقت اللازم بين تكوين الورقة الواحدة والتي تليها. والاختصارات الآتية كثيراً ما تستعمل في هذا الكتاب:

DNA - حامض دي أوكسي ريبونيوكلبيك

RNA - حامض ريبونيوكلبيك

IAA - أندول حامض الخليك.

GA - حامض الجبرليك.

TIBA - 2 - 3, 5 - حامض ثلاثي ايودوينزويك.

ومن الأنسب استعمال وحدة قياسات الخلية بلميكرون (μ)، $\frac{1}{1000}$ ملليمتر.

ويزداد استعمال وحدات S1

(System International d'Unités)

ويكتب الميكرن الآن μm ، الميكرومتر ($10^{-6} m$) وهذا ما يستعمل في هذا الكتاب.

الجذر (The Root)

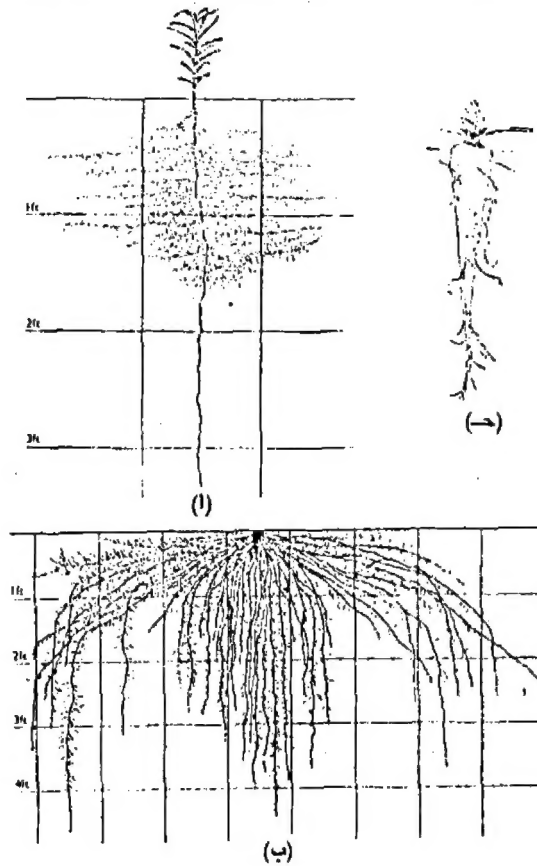
كل النباتات الوعائية في الغالب لها جذور، على الرغم من أن الجذور تتفاوت كثيراً في الشكل، وتقوم الجذور بوظيفة امتصاص الماء والمحاليل، وتثبيت النبات إلى المكان الذي ينمو فيه. وربما تعمل الجذور أيضاً كأعضاء تخزين للمواد الغذائية، وكمركبات دائمة.

الكثير من بادرآت ذوات الفلقتين لها جذر واحد رئيسي، جذر وتدي Tap (شكل 1-2 أ)، الذي ينمو من جذير الجنين، وربما يكون فيما بعد جذوراً جانبية، ولكن في بعض ذوات الفلقتين والكثير من نبات الفلقة الواحدة نجد أن الجذر الوتدي يستبدل بنظام الجذر الليفي Fibrous الذي يحتوي على الكثير من الجذور العرضية adventitious (شكل 1-2 ب). وتتكون الجذور العرضية في الغالب من انسجة الساق أو الأوراق، أي، توجد في مكان غير الذي يوجد فيه الجذر الوتدي أو الجذر الجانبي. وحديثاً سجل وجود جذور طويلة وقصيرة في بعض الأنواع النباتية، لها قدرات مختلفة للنمو والتطور،⁴²⁰ و⁴²⁵. وتوجد أيضاً جذور أكثر تخصصاً: على سبيل المثال، الجذور الهوائية aerial لكثير من النباتات الهوائية؛ والجذور المساعدة Prop للمنغروف mangrove والنباتات الأخرى، التي تعمل كأعضاء للدعامة؛ والجذور الانقباضية Contractile هي نموذج لكثير من أنواع الإبصال، ومن بين الأخرى، وبواسطة انقباضها تجذب الفصن داخل التربة كثيراً. وتمتلك بعض نباتات المنغروف جذوراً تنفسية، الجذور المتفرعة التي تنمو أفقياً إلى أعلى من المستنقعات التي تنمو فيها النباتات، وهكذا تستطيع أن تصل إلى الهواء العلوي.

وبعض الجذور لها علاقة تكافلية مع الفطر. وتزامن الفطر مع الجذر، يطلق عليه

جذر فطر *mycorrhiza*، ويعتبر مهماً لكل الشريكين. وقد بحث هذا الموضوع بالتفصيل في كتاب آخر من هذه السلسلة⁴⁹⁵. وخيوط الفطر ربما تكون نسيجاً خارجياً حول الجذر (ميكوريزا خارجية)، أو ربما يعيش الفطر داخل أنسجة الجذر (ميكوريزا داخلية). وبعض الأعضاء التي تقوم بتثبيت النيتروجين أيضاً تعيش تكافلياً مع الجذور؛ على سبيل المثال، أنواع البكتيريا مسؤولة عن تكوين العقد الجذرية للبقوليات وبعض الأجناس من العائلات الأخرى.

والجذور المتخصصة في التخزين، مثل الجذر *Doucus* (شكل 1-2 ج)، والفجل



(شكل 1-2) أنواع المجموع الجذري. (ا) بادرات *Gleditsia Triacanthos* عمرها حوالي 3 شهور، توضح الجذر الوتدي وجذور جانبية عديدة. (ب) المجموع الجذري للذرة عمره 8 أسابيع، موضحا العديد من جذور ليفية عرضية. (ج) جذر التخزين في الجذر. (ا) و (ب) من J. Weaver (1926)، نموذج الجذر المحاصيل الحقلية.

(McGraw-Hill, New York, Figs 16 and 84, pp.49 and 182, Copyright 1926, J.E-weaver; Used with permission of McGraw-Hill Book Comp.; (c) From Fritsch, F. and Solisburg, E.J. (1961), plant form and Function, Belland sons, London, Fig.65, p.113.)

Raphanus، غالباً ما تظهر تشابهاً في التركيب إلى حد ما أو ربما تشتمل ليس فقط على الجذير ولكن على جزء من السوقية تحت الفلقية للنبات الفتى. والجذر الدرنية لبعض نباتات المنطقة الاستوائية مهمة كغذاء في بعض البلدان، مثل المنيهوت Manihot واليام Yam والبطاطا الحلوة Ipomoea. ويمكن الحصول على التبيوكة (مستحضر لصنع الحلوى) من الجذور بواسطة معاملة خاصة.

والغالبية العظمى من الجذور تنمو تحت سطح الأرض، وتفتقر إلى اليخضور. والمجموع الخضري ربما يكون أكثر تشعباً من الأجزاء الخضرية للنبات نفسه. وغالبية الجذور تحمل شعيرات جذرية وحيدة الخلية، والتي غالباً ما تكون سريعة الزوال. والظروف البيئية لظروف التربة ربما تؤثر على شكل كل المجموع الخضري. وعلى العموم، يتكون المجموع الجذري السطحي أو الضحل في الأرض الرطبة، الرديئة التهوية، أما الجذور العميقة الكثيرة التفرع فتتكون في الأراضي أو الترب الجافة. والمجموع الجذري الضحل الأكثر تفرعاً لبعض نباتات الصبار يسمح لها بالاستفادة من الرخات القليلة التي تسقط على الأرض الجافة، وبعض النباتات الصحراوية تمتلك جذوراً وتدية كبيرة قادرة على تخزين كميات كبيرة من الماء؛ تزن إحدى مثل تلك الجذور 159 رطلاً¹⁴⁶.

وفي بعض الأحيان يتم التحكم في نمو وتمايز الجذر بواسطة المرستيم القمي apical meristem، في منطقة النسيج المرستيمي التي ليست طرفيه، ولكن مغطاة بواسطة نسيج الحماية غطاء الجذر root cap. تقع المنطقة الرئيسية (أو الأساسية) للاستطالة في الجذر حيث تقع على مسافة صغيرة خلف القمة؛ وفي المنطقة القريبة مباشرة من منطقة الاستطالة توجد منطقة الشعيرات الجذرية root hairs. وتتكون الجذور الجانبية Lateral roots في الغالب على بعض مسافة من المرستيم القمي. وفي بعض الأنواع النباتية، تتكون البراعم عرضياً من الجذور؛ حيث إن هذه البراعم تكونت من نفس الأنسجة التي تكون منها منشأ الجذور الجانبية⁵² و¹⁴⁹ وتوجد مواد جيدة لدراسة العوامل التي تتحكم في تنظيم مرستيمات الجذر والغصن.

(Organization of Root Apex)

تنظيم قمة الجذر

أثناء الأطوار الأخيرة من نمو الجنين، نجد أن الخلايا الموجودة في طرف الجذر تنظم في نمط مميز للأنواع النباتية. وتشتمل هذه المجموعة من الخلايا على المرستيم القمي للجذر الابتدائي؛ وكل الخلايا نسبياً غير متميزة وهي مرستيمية، أي يمكن القول، بأنها كثيفة السيتوبلازم وأنوية كبيرة، ومبدئياً، كلها تمر بالانقسام النشط

على الأقل. وتعتبر الخلايا المرستيمية للجذر موضوعاً مناسباً للدراسة بالمجهر الالكتروني، والكثير من معلوماتنا عن التركيب الدقيق لخلايا النبات مشتق من منطقة النسيج هذه.

وقد أوضحت دراسة المجهر الالكتروني أنه حتى خلايا المنطقة المرستيمية تمتلك بعض الفجوات العصارية، ولكن هذه الفجوات في الغالب ليست كبيرة. وبواسطة العمليات المتعددة للنمو والتمايز، التي ستشرح فيما بعد، نجد أن أنسجة الجذر الناضج تشتق تدريجياً من عدد من خلايا القمة المرستيمية، التي يطلق عليها بداءة Initials. والعوامل التي تتحكم في هذا النمو المنظم لم تكن معروفة إلى الآن.

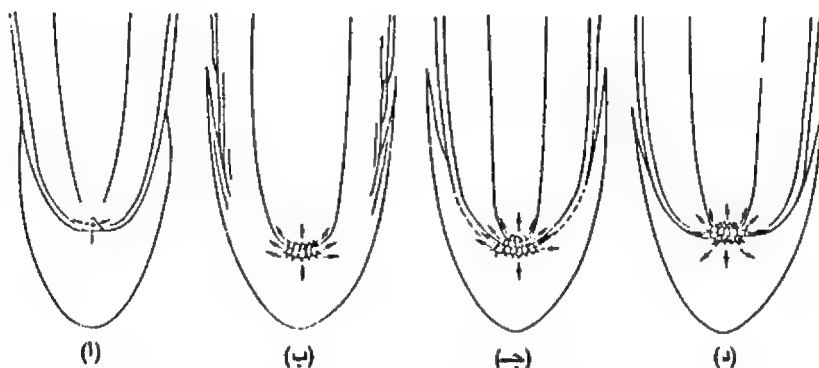
وعموماً، نجد أن قمة الجذر أقل تعقيداً من قمة الغصن لأن (في الغالبية الكبرى من الأنواع النباتية، على الأقل) الأعضاء الجانبية لا تتكون في المرستيم الطرفي ولكن في الأنسجة المتميزة على مسافة قصيرة خلفها. والفرق الرئيسي الآخر بين قمم الجذر والغصن في مكان المرستيم القمي؛ وفي الغصن نجد أن هذا المرستيم طرفي، على الرغم من أنه ربما تنقوس عليه منشأ الورقة، بينما في الجذر تحت - طرفي، ومغطى بواسطة أنسجة أكثر تحوصلاً من قلمسوة الجذر. وبسبب غياب منشأ الورقة الجانبية، من الواضح عدم وجود تغيرات متزنة في حجم وشكل قمة الجذر مثل تلك التي توجد في غالبية الأغصان (انظر فصل 3). وهكذا يعتبر النمو منتظماً نسبياً، وإن تطور الجذر قد استعمل في الدراسات الحديثة لنمو الخلية وتمايزها وفي دراسات توزيع الانزيم ونشاطه. وحاجة الجذور إلى المغذيات وعوامل النمو درست باستفاضة بواسطة تقنية مزرعة الجذر المعزول⁷². ولقد أوضحت هذه الدراسات أيضاً ظاهرة شيخوخة المرستيم القمي في الجذور المقطوعة، وتوجد بعض الأدلة في كل النباتات التي تنمو في الضوء، على أن الشيخوخة تنافس بواسطة تأثير الغصن.

نظريات تنظيم القمة

(Theories of Opical Organization)

وبدراسة توزيع الخلايا في القطاعات الطولية لقمم الجذر، من المحتمل أن الاشتقاق يرجع إلى بعض مجموعات الخلايا إلى خلايا فردية أو إلى مجموعات بداءات الخلايا في المرستيم القمي. وفي جذور النباتات اللازهرية الوعائية، مثل سرخس Dryopteris، توجد خلية قمية رباعية (شكل 2-2). وعموماً تعطي هذه الخلية بانقسامها كل أنسجة الجذر. وهذه الفكرة هي الأساس في نظرية الخلية القمية Opical cell theory لـ Nägeli. وتوجد نظريتان متقدمتان لشرح الأنماط

الخلوية في جذور النباتات الزهرية، التي لا تحتوي على خلايا قمية فردية. ونظرية مولدة النسيج Histogen theory، التي وضعها Hanstein²⁴⁰ في سنة 1868، تتكهن بوجود ثلاث بداءات للمناطق الخلوية، أو مولدات النسيج، في المرستيم القمي. ويوجد مُنشئ البشرة dermatogen ومُنشئ القشرة periblem ومُنشئ الاسطوانة الوعائية plerome، والتي تعطى بالترتيب البشرة والقشرة والاسطوانة الوعائية للجذر البالغ. وهذه النظرية تستعمل في السابق أيضاً لقمم الغصن، وهكذا ترمز إلى القدر المخصوص لاشتقاق المناطق الثلاثة. والكثير من دراسات مرستيمات الجذر فسرت على أساس بُدءاء الخلية أو مولدات النسيج، وعلى هذا الأساس قسمت الجذور إلى عدة أنواع²⁷³ (انظر أيضاً Popham⁴¹⁰). وهذا النوع من التصنيف له قيمته الوصفية، إلا أنه من المؤكد ومن غير المستحسن التفكير في تغير التركيبات مثل المرستيمات القمية وكأنها تعمل وفق عدد محدود من الأنواع. بالإضافة إلى ذلك من جراء الخلية القمية الفردية، ثلاثة أنواع موضحة تخطيطياً في شكل 2-2. في (ب)، طبقة واحدة من الخلايا تعطي الاسطوانة الوعائية، وأخرى تعطي القشرة والبشرة وقلنسوة الجذر، كما في الكثير من عاريات البذور. وفي جـ، النوع الأكثر انتشاراً في ذوات الفلقتين، تتكون القشرة من طبقة منفصلة من بدءاء الخلايا ولكن نجد أن بداءات قلنسوة الجذر غير متميزة عن بدءاء القشرة، وفي د، شائعة في ذوات الفلقة

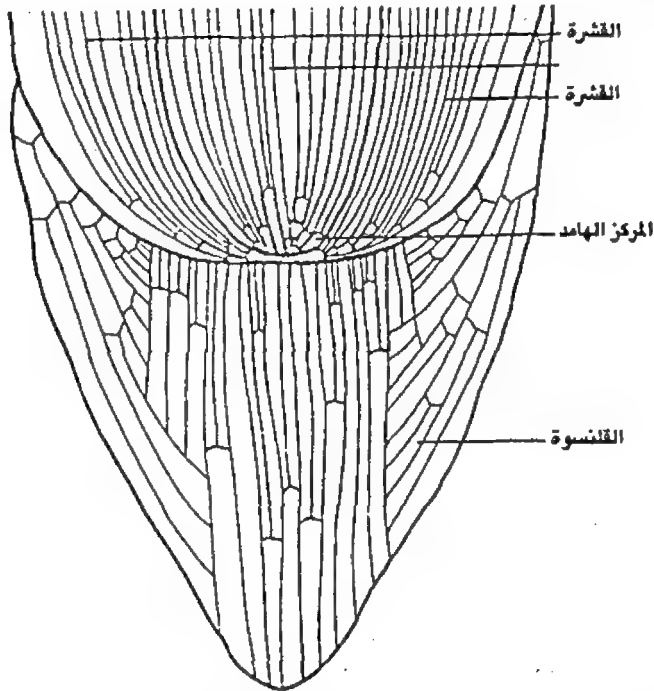


(شكل 2-2) أنواع قمة الجذر. (ا) خلية فردية: القلنسوة متميزة، ولكن لها منشأ عام مع الأنسجة الأخرى. (ب) مجموعتان من البداءات تغطي الاسطوانة الوعائية إلى القشرة، والبشرة وقلنسوة الجذر. (جـ) ثلاثة مجموعات من البداءات تغطي الاسطوانة الوعائية، والقشرة والبشرة وقلنسوة الجذر على الترتيب. (د) ثلاثة مجاميع من البداءات تغطي الاسطوانة الوعائية والقشرة والبشرة وقلنسوة الجذر.

(From Eames, A.J. and MacDaniels, L.H., (1947). an introduction to plant anatomy, McGraw-Hill, New York. 2nd, ed., Fig. 40, P.75 Copyright 1947 Eames and MacDaniels, used with the permission of Mc Graw-Hill Book Company).

الواحدة، مثل الذرة، وقلنسوة الجذر لها منشأ مستقل. وفي مثل تلك الجذور نجد أن القلنسوة قد تكونت بواسطة مولدة النسيج الرابعة، منشأ القلنسوة Calyptragen. وفي اصطلاحات Guttenberg's، تمتلك الأنواع حود النوع «المقفول» من التنظيم، وفي الأنواع النباتية الأخرى، كل الأنسجة باستثناء الاسطوانة الوعائية، تنشأ من مجموعة عامة من الخلايا، تمتلك ما يسمى النوع «المفتوح» من التنظيم.

والنظرية الثانية هي نظرية Körper-Kappe، التي اقترحها Schüepf سنة 1917. حيث إن التغيرات الجذرية في القطر أثناء النمو، وهناك نقاط متعددة أصبحت فيها المجموعة الفردية في الخلايا الطولية مزدوجة نتيجة لانقسام الخلية. وعند هذه النقاط يجب أن تنقسم الخلية أولاً عرضياً وفي أحد الخلايا البنوية (أو الوليدة) يجب أن تكون قد انقسمت طولياً. ويطلق على هذه الخطوات انقسام T، حيث إن جذر الخلية تكون شكلاً يشبه حرف T. وفي بعض الأجزاء أو مناطق الجذر، أساساً في الوسط، قضيب أو حرف T الكبير يواجه قمة الجذر، والأوجه الأخرى بعيدة عن القمة (شكل 2-3). ومناطق الجذر، تحد بواسطة خطوط انقسام



(شكل 2-3) نمط عدد أسطر الخلية في قمة الجذر للذرة القشرة والاسطوانة الوعائية وقلنسوة الجذر موضحة. تتتابع الانقسامات، والقضيب متجه نحو قمة الجذر أو بعيداً عنها (انظر الأصل)، موضحاً.
(From Clowes, 1902 Fig.5, p.9.)

الخلية، وأطلق عليها اسم Körper (جسم) و Kappe (غطاء أو قلنسوة) على الترتيب، ونصف الجذور وطبقاً لموضع الحدود بينها. وهكذا نجد أن هذه النظرية تتطابق مع نظرية الجسد - الكساء في قمة الغصن (فصل 3)، التي وضعت كلية على خطوط انقسام الخلية، كما في الغصن، والحدود بين منطقتين غير ثابتتين ولكن ربما تتفاوتان حتى في جذور بعض الأنواع.

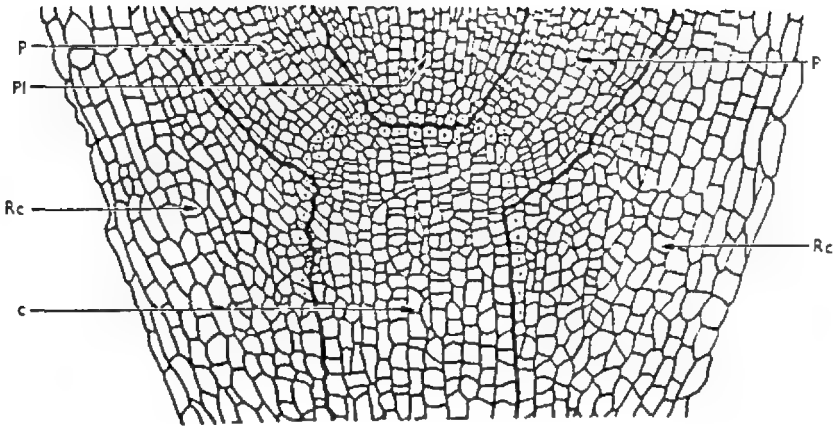
وبواسطة هذه النظريات يمكن وصف قمم الجذر على نحو كاف بالنسبة إلى خطوط انقسام الخلية؛ وهذا ينقل بعض المعلومات حول النمو الذي أخذ مجراه، ولكن يعطينا القليل عن معدلات انقسام الخلية في المناطق المختلفة للقمة. وهذه المعلومات يمكن الحصول عليها بالطرق التجريبية؛ وفي الواقع تقاس معدلات الانقسام (الانقسام الفتيلي) الخلوي؛ وعموماً يتلو انقسام الخلية (انقسام السيتوبلازم). ولقد جمعت الدراسات الحديثة لقمة الجذر الطرق المألوفة الكلاسيكية لتشريح النبات مع طرق التقنية الحديثة الفسيولوجية والكيموحيوية.

(The promeristem)

المرستيم الأولي

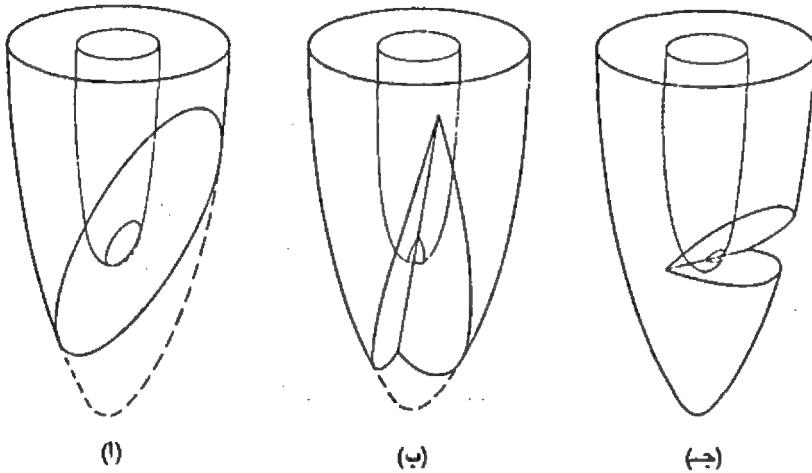
يمكن تعريف المرستيم الأولي على أنه جزء قمة الجذر القادر على تكوين كل أنسجة الجذر.⁹⁶ وفي جذور النباتات الازهرية، على سبيل المثال، نجد أن المرستيم الأولي يتكون من خلية قمية فقط، وفي النباتات الزهرية سوف يشتمل على بداءات مولدات النسيج. وهكذا يوجد ميل نحو المرستيم الأولي كمجموعة صغيرة إلى حد ما، يقع طرفاه في منطقة المرستيم القمي، تحت قلنسوة الجذر. وتنامي المعلومات الحديثة، يقترح أن المرستيم الأولي في الكثير من الجذور عريض ويتكون من مجموعة من الخلايا تشبه الكأس إلى حد ما على محيط مركز المنطقة غير النشطة. هذا التجمع من بداءات الخلايا للمرستيم الأولي الذي اقترحه Clowes،⁸⁵ على أساس الدراسات التشريحية المألوفة لقمة جذر المران (شكل 2-4). ويعتقد بحاث آخرون أن هناك مجموعة صغيرة من البداءات، تتضمن ثلاث خلايا أو ثلاثة صفوف من ثلاث، أو ربما توجد خلية واحدة مركزية تشتق منها بداءات مولدات النسيج.^{69 227}

ولكي تتم دراسة اقتراحه بخصوص المرستيم الأولي العريض في المران، أجرى Clowes عدة تجارب جراحية على بادرات الجذور الوتدية لهذه الأنواع النباتية وكذلك الفول. فأخذت قطاعات مختلفة الأنواع، ومتفاوتة في العمق، خلال أجزاء من



(شكل 2-4) رسم تخطيطي يوضح القطاع الطولي لقمة الجذر الوتدي من المرنان. والحدود التقريبية بين منشأ الاسطوانة الوعائية (PI) ومنشأ القشرة (P). وقلنسوة الجذر (RC) والعويميد (e). والجزء المركزي لقلنسوة الجذر، موضح بواسطة خطوط ثقيلة. وبداءة الخلايا للمرستيم الاول موضح بواسطة نقط. (After Clowes⁸⁵, Fig.7, P.261.).

المرستيم الاول (شكل 2-5). والبعض من هذه الجروح دخلت في قطب (المنطقة الطرفية) منشأ الاسطوانة الوعائية، أما الأخرى فلا، والبعض قطعه كلية. غمرت



(شكل 2-5) رسم تخطيطي يوضح ثلاثة أنواع من التجارب الجراحية التي أجريت على جذور المرنان والفلول (أ) قطع يقطع قمة الجذر بواسطة قطع واحد مائل، (ب) إزالة القطاع العمودي؛ (ج) إزالة قطعة الشكل - الإسفيني. في (أ) و (ب) جزء من المنطقة الطرفية لمنشأ الاسطوانة الوعائية المستقبلية قطعت بعيداً. (From Clowes⁸⁶ Fig. 1, P.49.).

الأسطح المقطوعة في اللانولين، وحفظت الجذور في الحزازي الرطب إلى أن يصل نموها من 100-200 ملليمتر، حيث تثبت وتقطع إلى قطاعات لدراسة تحديد الأنسجة.

وفي الأماكن التي قطع فيها منشأ الاسطوانة الوعائية كلية، نجد أن التحديد لم يحدث. ولقد تجددت الأنسجة في الجذور التي مرت بها القطع إلى قطب منشأ الاسطوانة، وتلك الجذور التي ترك فيها القطع متصلاً، ولكن نجد أن كمية شذوذ النسيج المنظم كبيرة بعد المعاملة السابقة وكلتا المعاملتين، يجب أن تكون قد حطمت القليل، من البدئات وليس كلها، وحيث إنه من المستحيل تحطيم جزء من المرستيم الأولي فقط الذي يشتمل على مجموعة صغيرة من البدئات أو خلية مركزية فردية، واعتقد Clowes أن نتائج هذه التجارب تدعم مفهوم المرستيم الأولي العريض. أجريت تجارب مقارنة على قمم جذر النجيليات فأعطت نتائج مشابهة، مما يفترض في هذه الأنواع أيضاً أنه يجب أن يكون المرستيم الأولي عريضاً.⁸⁷ وبحاث آخرون شَرَحُوا قمة الجذر طوليّاً أيضاً فتوصلوا إلى أن عدداً من خلايا البدءة يجب أن تكون واسعة.²⁸ و³⁹⁸ ولقد قدر عدد خلايا المرستيم الأولي للفلول بين 40 و 50 خلية.

(The Quiescent Centre)

المركز الهامد

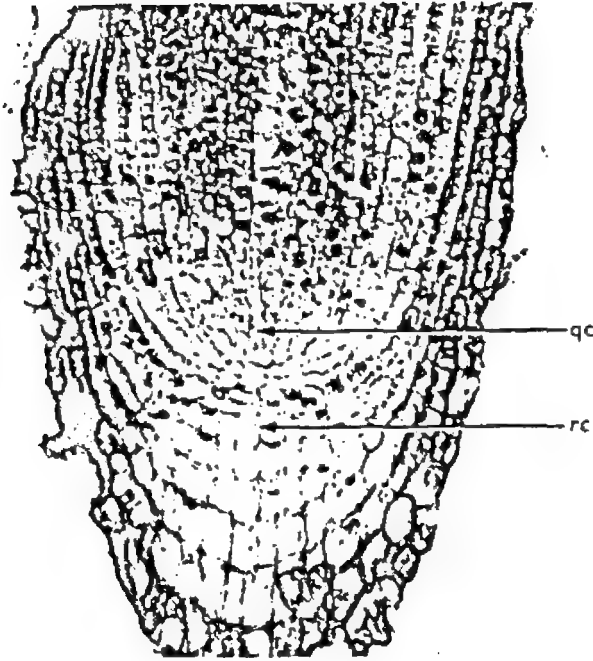
وخاصة في الجذور التي فيها خلايا المرستيم القمي منتظمة كثيراً، مثل الذرة، ومن المحتمل الاستدلال من دراسة عدد أسطر الخلية أن هناك منطقة مركزية من الخلايا التي نادراً ما تنقسم أو لا تنقسم مطلقاً. والخلايا الموجودة على محيط نصف الكروي أو منطقة تشبه الفنجال هي مرستيمية وربما تعتبر كمونات للمرستيم الأولي.⁸⁵

وباستعمال تقنيات متعددة، تبين وجود منطقة مركزية غير نشطة، أو المركز الهامد في قمم الجذور لعدد كبير من الأنواع النباتية (شكل 2-3). وبديهي، أن هذا المفهوم على خلاف مع الأفكار السابقة، التي تعتقد بأن بداءة الخلايا تشغل مكاناً طرئاً في المرستيم القمي (انظر شكل 2-2). ومن ناحية أخرى نجد أن، الجذور الابتدائية الجنينية ومنشأ الجذر الجانبي الفتحي لا تحتوي على المركز الهامد؛ وفي بداية النمو كل خلاياه مرستيمية. ويتكون المركز الهامد أثناء تطور الجذر.⁹¹ ويعتبر المركز الساكن غير موجود من الجذر التي تتكون من خلية قمية فردية؛ وتشير الدراسات الحديثة إلى أن الخلية القمية نفسها ربما تصبح تدريجياً عديدة الصبغيات وغير نشطة.

وفي 1956 استعمل Clowes⁸⁸ و⁸⁹ تقنية مختلفة لدراسة توزيع الأحماض

النوية في المرستيم القمية للجذر. ويتفاوت الأصباغ لـ DNA و RNA استطاع إظهار منطقة مركزية في جذور الذرة حيث يحتوي السيتوبلازم على كمية قليلة من RNA والخلايا تحتوي على أنوية صغيرة. وإمداد الجذور بمحلول الفوسفيت المرقم بالعناصر المشعة، ^{32}P ، أو بالأدينين الذي يحتوي على ^{14}C ، و Clowes أيضاً قادر على توضيح أن الخلايا التي في المركز الهامد لا تتركب بنشاط DNA. ويتحد الفوسفيت والأدينين مع DNA و RNA، ولكي يتسنى دراسة توزيع DNA و RNA المرقم يجب أن يزال من القطاعات بواسطة التحلل بالماء. وفي التجارب اللاحقة ⁹⁷ و ⁹⁹ استعمل فيها التايميدين المرقم مع عنصر الهيدروجين المشع، التريثيم (3H)؛ وهذه اتحدت خصوصاً مع DNA. وبعد هذه المعاملات، تُبَتَّ الجذور، وقُطعت إلى قطاعات ثم وضعت متصلة بفيلم تصوير الإشعاع الذاتي أو مستحلبة، والذي حمض وثبت فيما بعد. وتعتمد هذه التقنية على حقيقة أن بعض أنواع مستحلبات التصوير (مثل فيلم أشعة X-) حساسة للإشعاع المنطلق من مواد الإشعاع، كما لو كانت حساسة للضوء. وحيث إن الفيلم يوضع مباشرة فوق صورة القطاعات أو صورة الإشعاع الذاتي، الناتجة في المستحلب بواسطة الإشعاع الموضوع فوق الخلايا التحتية، لا يمكن معرفة مراكز الإشعاع بدقة. وفي صور الإشعاع الذاتي، يُلاحظ تجمع حبيبات الفضة فوق المناطق المرقمة، وتظهر سوداء في الفيلم المحمض، وفي هذه اللحظة تقوم الأنوية بتركيب DNA بنشاط. وفي الجذور المعاملة بهذه الطريقة يمكن تمييز منطقة مركزية للمرستيم حيث لا توجد فيها أنوية مرقمة (شكل 2-6). وهكذا نجد أن خلايا المركز الهامد لا تقوم بتركيب DNA أثناء فترة المعاملة ونادراً ما تقوم أو لا تمر بالانقسام الفتيلي؛ وفي النمو العادي من المحتمل أن تلعب دوراً بسيطاً أو قد لا تقوم بتركيب الجذر ⁹³. وقد استطاع بحاث آخرون إظهار المركز الهامد، باستعمال تايميدين التريتيومي Tritiated thymidine بالنمط نفسه، بواسطة عد الحبوب في المستحلب الموجود فوق الأنوية بعد المعاملة بتايميدين التريتيومي، وهكذا يمكن الحصول على نتائج شبه - كمية، ⁴²⁰ وبدراسة توزيع أشكال الانقسام في المرستيم ²³⁵.

والخواص الفسيولوجية والسيتولوجية للخلايا في المركز الهامد قد درست الآن في عدة أنواع. وتحتوي الخلايا في هذه المنطقة على تركيز منخفض من DNA و RNA وبروتين بمقارنته بالخلايا الأخرى في قمة الجذر. ⁹² و ²⁷⁷ وتحتوي أيضاً على عدد قليل من الميتوكوندريا، وقليل من الشبكة الاندوبلازمية وأكتيوسومات صغيرة جداً وأنوية ونويات. ¹⁰⁵ وهي أقل حساسية إلى ضرر الإشعاع من الخلايا الأخرى للمرستيم، ⁸⁴ و ¹⁰⁰. ولقد أوضحت الدراسات الحديثة أن السبب في هذا ربما يرجع



(شكل 6-2) صورة إشعاعية ذاتية نسيجية تمثل القطاع العرضي لقمة جذر الفجل. عوامل الجذر 8 ساعات في محلول التايميديت - ^3H بتركيز $1.3 \mu\text{Ci} / \text{mL}$. تظهر الأنوية التي كومت DNA أثناء فترة المعاملة كمناطق سوداء (حبوب فضية في المستحلب). المركز الهامد (qc) واضح كمجموعة خلوية بها أنوية غير مرقمة. أنوية البداءات المجاورة لقلنسوة الجذر (rc) مرقمة. $200 \times$.

إلى أن خلايا المركز الهامد تبقى لفترات طويلة في طور (G1) التركيب - المهد لدورة الانقسام. 101 و 103 وفي جذور الذرة المحفزة لتصبح ساكنة بمعاملتها بالبرودة ثم تخزن ثانية في درجة حرارة عالية نجد أن خلايا المركز الهامد لا تتأثر وحفزت أيضاً على الانقسام. واستنتج مرة أخرى أنها قد أفلتت من الضرر لأنها من طور G1 من دورة الانقسام 106 .

ولقد أوضحت كل التجارب الجراحية التي سبق شرحها والتجارب التي عرضت فيها الجذور للإشعاع 94 و 98 أو المعاملة بالبرودة 106 أن خلايا المركز الهامد يمكن أن تنقسم تحت بعض الظروف. وهكذا اعتقد Clowes 93 و 96 أن عدم نشاط هذه الخلايا يرجع إلى موقعها في المرستيم القمي، وليس إلى عدم القدرة الوراثية على الانقسام. ووظيفة المركز الهامد هو تزويد القوالب الاحتياطية للخلايا المزروجة الصبغيات داخل الجذر بفعالية سكونها وبحقيقة احتفاظها لفترة طويلة في طور التركيب - المهد للانقسام الفتيلي، أقل تعرضاً للضرر من العوامل التي تؤثر على

انقسام الخلايا⁹⁴،¹⁰¹،¹⁰². ومن المحتمل أن يكون المركز الهامد مركزاً لتكوين الهرمون (انظر تحت)، وعلى أية حالة من المهم أن نمو وتطور الجذر سوف يدرس، ومع ذلك سوف يلعب دوراً بسيطاً أو قد لا يكون له دور في تركيبه الخلوي.

لقد تركزت بعض الدراسات الحديثة على ما إذا كانت المنطقة الهامدة في المرستيم تعتبر دائمة ومجموعة من الخلايا الساكنة تقريباً. على سبيل المثال، جادل Guttenberg²²⁹ حيث إن المركز الهامد غير موجود في الغالب في الجذور الفتية، وفي الجذور المسنة ربما يعاد تخزين خلايا القلنسوة أو المرستيم الأولي في المركز، وخلايا المركز لا تمثل «السكون» ولكن هي مركز متقطع إلى حد ما، أي، واحد فقط متقطع، باستثناء الجذور المسنة حيث لا يوجد فيها الانقسام المركزي. وفي اللبينة، بواسطة الاختلاف في تقنية تاييميدين التريتيومي، لقد تم التوصل إلى وجود المركز الهامد في مرستيمات الجذور الطويلة، ولكن ليس في الجذور القصيرة ذات الهيئة المزدوجة. ويظهر من هذه النتائج أن السكون قد بسط فوق تنظيم قمة الجذر، والمركز الهامد ربما يكون أو لا يكون موجوداً، وإذا كان موجوداً ربما يتفاوت في الحجم.⁴²⁰ وفي قول الصويا، وجد أيضاً، أن المركز الهامد يتفاوت في الحجم، ويزداد أثناء النمو المبكر للجذر ثم يقل بسرعة، مما يقترح أن هذه الأنواع من خلايا المركز الهامد قد تكون في تغير مستمر للخلق.³⁶¹ ولقد درس⁹⁸ منذ زمن طويل أن المركز الهامد هو نتيجة هندسة قمة الجذر، ويظهر أن هذه الملاحظات تضعه قريباً من العمليات الديناميكية للعضو السريع النمو. وهناك أدلة حول وجود المركز الهامد في المرستيمات القمية للجذور الكاملة النمو لكثير من الأنواع النباتية؛ ومن المستحسن توجيه الدراسات اللاحقة لتوضيح هذه الوظيفة.

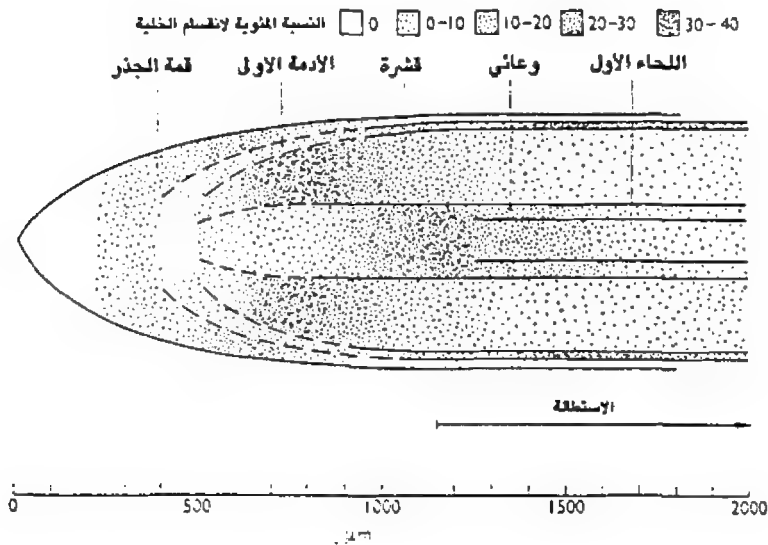
(Rates of Mitosis)

معدلات الانقسام الفتيلي

من المتوقع على ضوء هذه الملاحظات، أن الخلايا في المناطق المختلفة لقمة الجذر تنقسم بمعدلات مختلفة. في الذرة، تنقسم بداءات قمة الجذر كل 12 ساعة، بينما يصل العدد في خلايا منطقة المركز الهامد إلى حوالي 200 ساعة. والخلايا في المناطق الأخرى لها قيم وسطية.⁹⁷ وفي الخردل الأبيض، نجد أن متوسط معدل انقسام الخلايا في بداءات قمة الجذر يصل إلى حوالي مرة من 35 ساعة، مقارنة بالمركز الهامد الذي يصل 500 ساعة.⁹⁹ هذا التفاوت في معدلات الانقسام بين خلايا المركز الساكن والمناطق الأخرى من الجذر يرجع إلى الطول الكبير لطور G₁ (التركيب - المهد) في دورة الانقسام للمركز الهامد.¹⁰⁴،⁵⁰⁸ والأطوار المختلفة لدورة الانقسام نوقشت بالتفصيل في كتاب Street و Öpik⁴⁹⁷ من هذه السلسلة. ومن المهم

ملاحظته أن الجذور المعاملة بواسطة هيدروكس يوريا، المادة التي توقف انقسام الخلايا، نجد أن المعاملة بأندول حامض الخليك تحفز المركز الساكن على الانقسام أسرع من العادة بتقصير فترة الطور G₁. وهذا التأثير اختياري على المركز الهامد، حيث إن معدل الانقسام في الخلايا الأخرى للمرستيم انخفضت بالمعاملة³².

يحدث الانقسام النشط، على طول عرض الجذر وعلى مسافة قليلة خلف المرستيم الأولي. وفي قمم جذر البصل يحدث الانقسام الأمثل في كل الأنسجة على مسافة حوالي (1) مليمتراً من القمة؛ وتتفاوت المسافة في الأنسجة الفردية للجذر (شكل - 7-2).²⁸⁴ وفي جذر phleum، يحدث معدل الانقسام الأمثل في البشرة على مسافة تصل 150-200 ميكرومتر خلف القمة²¹⁷. ولقد أوضح التراكم المألوف لقمم Meliotus دورية يومية واضحة في الانقسام الفتيلي. والانقسام الفتيلي كثير الحدوث عند الظهر ومنتصف الليل بمقارنته بأي وقت آخر. والايقاع الدوري موجود في كل نسيج من الجذر.⁴ وعلى العموم؛ وبزيادة المسافة من قمة الجذر نجد أن توسع الخلية هو السائد، وتدرجياً هذه هي الطريقة الوحيدة، الأساسية للنمو.



(شكل 7-2) توزيع انقسامات الخلية في قمة جذر البصل عند الساعة 12 ظهراً تمثل النتائج مجموعة من الجذور القيمة 1.0 تستعمل للجذور التي أخذ عددها عند الساعة 12 ظهراً ولا تتضمن أن هذه الخلايا ربما لم تنقسم.

(From Jenson and Kavalijan, ²⁸⁴, Fig.5, P.370.)

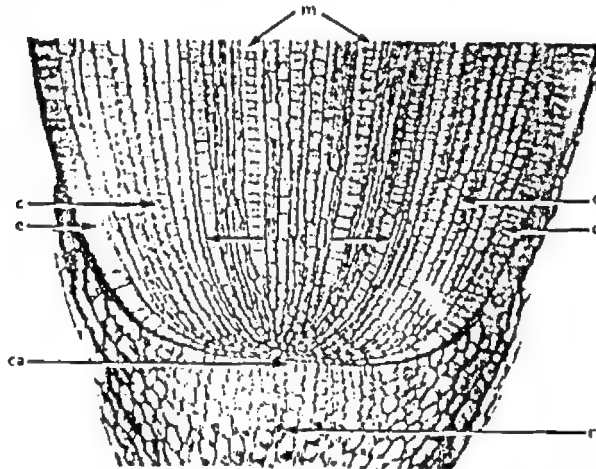
وفي الغالب تستعمل قمم الجذور لدراسة مراحل الانقسام الفتيلي، حيث إن الكثير من الخلايا تمر بالانقسام السريع نسبياً. ومن المهم أن النشاط يشبه عامل انقسام الخلية الكينتين الذي وجد في مستخلصات قمم الجذر،⁵⁷⁷ وتوجد أيضاً أدلة جيدة حول حركة المواد التي تشبه - الكينتين من المجموع الجذري إلى الغصن³⁰⁸. والتأثيرات التركيبية للتفاعلات الفسيولوجية بين الجذر والغصن ستناقش فيما بعد.

(Tissue differentiation)

تمايز النسيج

تقع بداءة خلايا المرستيم الأولى، على الأقل في الجذور المسنة، حول محيط المركز الهامد، وتنقسم بطريقة ما بحيث تبقى الخلايا البنية مرستيمية والخلايا البنية الخارجية، بعد انقسامات تالية، تمايز لتعطي إلى الأنسجة المختلفة للجذر. وخلايا المرستيم القمي النموذجية مزدوجة الصبغيات، ولكن من الأنسجة الأكثر نضجاً نجد أن الكثير من الخلايا عديدة الصبغيات. والعوامل التي تتحكم في التمايز لهذه الخلايا المرستيمية المتشابهة وراثياً إلى الأنسجة المختلفة أصبحت مفهومة، ولكن من المحتمل في بعض الحالات ربط تمايز الأنسجة الخاصة مع بعض الحالات الفسيولوجية الخاصة من الخلايا، إلا أن الاتصال السببي لم يكن واضحاً دائماً.

تشغل قلنسوة الجذر مكاناً طرفياً من الجذر؛ وتصبح خلاياه تدريجياً أكثر تمايزاً كلما زادت المسافة من قمة الجذر. والأنسجة الأساسية للجذر، البشرة والقشرة والاسطوانة الوعائية، تصبح خلف قمة الجذر مباشرة (شكل 2-8)، جزئياً نتيجة



(شكل 2-8) قطاع عرضي في قمة جذر الذرة. يوضح تمايز مناطق النسيج. C - القشرة، Ca، منشأ القلنسوة؛ e - البشرة؛ m، تمايز الخشب التالي؛ rc، غطاء الجذر، vc، الاسطوانة الوعائية، الحدود موضحة بواسطة الاسهم. 125x.

لبداية التحوصل من خلايا القشرة النامية؛ والخلايا أيضاً تختلف إلى حد ما في الشكل. وترى الاسطوانة الوعائية في منطقة المركز الكثيف الصبغة، نسيجاً صغير الخلايا.

Root Cap

غطاء الجذر أو القلنسوة

تتكون قلنسوة الجذر من خلايا برنشيمية في المراحل المختلفة من التمايز. وبسبب مكانها الطرفي، يعتبر غطاء الجذر تركيباً وقائياً. وتشير التجارب الحديثة أو تؤكد، إلى أن غطاء الجذر له وظيفة أخرى مهمة جداً فسيولوجياً. وفي الذرة والشعير، من المحتمل إزالة غطاء الجذر، تاركاً بقية الجذر متصلة. وهذا ليس له تأثير على نمو الجذر، ولكن لا يتفاعل الجذر مع تحفيز الجاذبية. وبعد إزالة قمة الجذر، تنقسم خلايا المركز الهامد وتتجدد قمة جذر جديدة. ومن الواضح أن غطاء الجذر يعتبر مركزاً لإدراك الجاذبية؛ وهكذا يتضح، أنه قادر على التحكم في الانتاج في المرستيم مواد تنظيم النمو المستخدمة في الإلتحاء الأرضي Geotropism، أو حركتها، على الرغم من أن استطالة الجذر تستمر حتى في عدم وجود غطاء الجذر نفسه الذي من المحتمل أن لا يكون مركزاً لتركيب مواد النمو²⁹⁸. ويتضح من التجارب الأخرى أنه إذا قطعت قمم جذر البازلاء، فإنها تفشل في الاستجابة إلى الجاذبية. ومرة أخرى، نجد أن استطالة الجذر لا تتأثر. ويعتقد أن إضافة حامض ثلاثي - أيودو البنزويك تثبط انتقال الأكسين، وفي قمم الجذر المتصلة تمنع الانحناء نحو الجاذبية لمدة 3 ساعات، وتخفّضه لمدة أطول³¹⁸. ويعتقد أن هذه المعاملة من المحتمل أن تمنع إعادة التوزيع الجانبي لمواد النمو الداخلية استجابة للجاذبية. ويحدث التوزيع الجانبي للأكسين المضاف لقمم الجذر الموضوعة أفقياً في التجارب التي أضيفت فيها $14C$ المرقم مع $14C$ ، ولقد أوضح عدد الإشعاع المتحد مع الأنصاف الطولية للجذر نشاطاً كبيراً في الأنصاف السفلى. وقطع حوالي 0.5 ملليمتر أو أكثر من قمة الجذر منع تماماً التوزيع العرضي للأكسين.³¹⁷ وهكذا نجد أن كل هذه التجارب تتفق مع وجهة النظر التي تقول بأن غطاء الجذر يمكن أن يتحكم في حركته، إذا لم يكن التركيب أيضاً، والأكسين الداخلي في قمة الجذر. ويوضح هذه الوظيفة سوف تكون مهمة جداً. وتقتترح التجارب التي أزيل فيها نصف غطاء الجذر فقط أنه المصدر للنمو المثبط^{202a}.

وتشير دراسات المجهر الإلكتروني لتوزيع العضيات في خلايا غطاء الجذر المعرضة إلى محفز انحناء الجاذبية أن الخلايا النشوية amyloplasts فقط (البلاستيدات التي تكون النشا) تظهر قدراً من الاحلال في الجانب السفلي من

الخلايا، ويستنتج من هذا أن الخلايا النشوية تحفز مباشرة الاستقطاب العرضي للخلايا، بواسطة العمل على الأغشية الموجودة قريباً من سطح البروتوبلاست²²¹. وفيما يتعلق بهذه الملاحظات على طفرة الذرة التي تعرف بنشأ الذرة amalomaize تعتبر مهمة. وهذه الأنواع من الطفرة لها خلايا نشوية صغيرة بمقارنتها بالنوع البري. وتظهر أغماد هذه الطفرة 30-40% أقل من إعادة التوزيع الجانبي (إلى أسفل) للبلاستيدات استجابة إلى تحفيز انتماء الجاذبية مقارنة بالنوع البري، وأن انتقال الأكسجين جانبياً يصل إلى أقل من 40-80%، وتقوس انتحاء الجاذبية أصبح قليلاً.²⁴⁶ ومن المهم إجراء تجارب على جذور هذه الطفرة. ونتائج دراسات الأغماد أيضاً أظهرت تأكيداً للافتراض الذي يقوم على أن الخلايا النشوية تعمل كناقل للجاذبية. ومن ناحية أخرى، نجد أنه ليست كل الدراسات الحديثة تعتبر أن هذه الفطرة تعطينا شرحاً كافياً لهذه الظاهرة¹⁵.

ونتيجة للملاحظات والتجارب فإنها تعطينا تأكيداً ممتازاً، باستعمال التقنيات الحديثة، لبعض النظريات الكلاسيكية. ولقد درس دارون منذ زمن بعيد أن الجذر إذا قطع من قمته 1 مليمتراً أو 0.5 مليمتراً فنجده أنه لا يستجيب للجاذبية (أي يكون غير حساس لها). وفي بداية القرن الحاضر توقع علماء النبات أن بعض المحتويات الصلبة للخلية أو حصاة الموازنة Statoliths، أساساً حبيبات النشا، يمكن أن تنقل منبه الجاذبية إلى البلازماليم (الاكتوبلاست) ودراسة المجهر الضوئي لم تظهر تجمع حبيبات النشا على الجوانب السفلية لخلايا غطاء الجذر، إلا أن هذا لم يحدث ثانية في أغشية الجذر للجذور غير الحساسة للجاذبية، التي لا يوجد فيها النشا²³¹ غالباً. وهذا مثال آخر باستعمال التقنية والأجهزة الحديثة مما يؤكد ذكاء ومهارة العلماء السابقين، ويؤكد مرة أخرى أهمية هيمنة الأفكار والافتراضات في العلم.

وتشير مشاهدات المجهر الإلكتروني إلى عدد من العضيات من الخلايا المتمايزة لغطاء الجذر أن أعداد الميتوكوندريا، والدكتيوسومات وكمية الشبكة الأندوبلازمية تتطابق مع حجم الخلية، حيث تبقى ثابتة على أساس وحدة الحجم وتزداد حوالي 15 مرة على الأساس الخلوي. ومن ناحية أخرى يظهر أن تكوين البلاستيدات مقصور إلى حد ما على الخلايا التي تقوم بالانقسام، وأن عددها يزداد حوالي 3 مرات فقط، إلا أن حجمها يزداد كثيراً²⁹⁷.

(Epidermis)

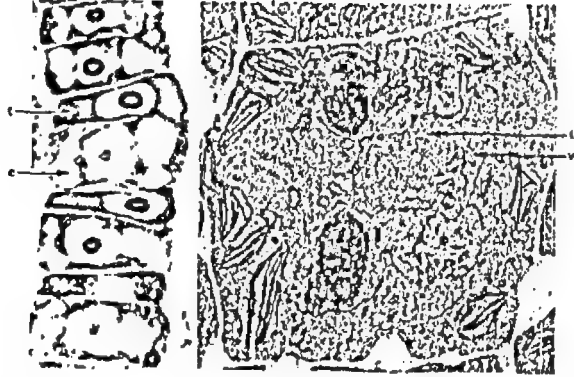
البشرة

في غالبية الجذور، تتكون الشعيرات الجذرية، في بعض خلايا البشرة على مسافة من المرستيم القمي. وإذا تحطمت قمة الجذر، فربما تتكون الشعيرات الجذرية في

المنطقة القريبة من قمة الجذر، مما يقترح أن تكوينها يثبط عاديًا بها؛ ومن ناحية أخرى، نجد أن التفسيرات الأخرى محتملة. تنمو الشعيرات الجذرية خلايا فردية، وتقوم بوظيفة امتصاص المحاليل والتثبيت. وفي بعض النباتات نجد أن النمو الذي يكون الشعيرات الجذرية دائماً يظهر قريباً من النهاية القمية للخلية، ولكن يعتمد مكانها عند النضج على كمية النمو الطولي التالي لخلية البشرة. والشعيرات الجذرية تنسلخ أخيراً، ولكن تبقى في بعض الأحيان. وتشير دراسات المجهر الإلكتروني إلى أن جدار شعيرة الجذر المنبتقة هي استمرارية للمكونات الداخلية لجدار خلية البشرة التي تكونها ³²⁹.

وفي بعض الأنواع، تتكون الشعيرات الجذرية من خلايا خاصة تتميز في الحجم والأبيض عن خلايا البشرة المجاورة. وهذا النوع من الخلايا يعرف بالخلايا الشعرية Trichoblasts. وبعض النقاش المتعلق بهذه الخلايا المهمة موضع في الجزء الأول ¹²⁷، فصل 7. تتكون الخلايا الشعرية في جذر نبات phleum بواسطة الانقسامات غير المتساوية لخلية البشرة غير الناضجة، البروتودرم أو منشئ البشرة. ويُلاحظ أن الخلية الشعرية توجد في قمة الانقسام. وفي الدراسات الحديثة على النباتات المائية الطافية hydrocharis، وجد أن انقسامات غير متساوية متشابهة تأخذ مجراها في البروتودرم، ولكن نجد أن الخلية الشعرية هي النواتج الأقرب للانقسام، وهكذا، تتكون خلية صغيرة كثيفة السيتوبلازم، والخلية الشعرية، عند الطرف الأقرب لخلية الأم الأصلية، وخلية كبيرة، أكثر تحوصلاً عند الطرف الأبعد (أي ناحية قمة الجذر) (شكل 2-9 أ). ولقد تأكدت هذه الملاحظات بالمجهر الإلكتروني (شكل 2-10). ويمكن في بعض الأحيان مشاهدة الخلايا في عملية الانقسام غير المتساوي، وتحل النواة في الطرف الأقرب للخلية، وفي الغالب توجد فجوات عصارية عند الطرف الآخر. وجدار الخلية الموجود بين الخلايا الصغيرة والكبيرة المنحنية (شكل 2-9 ب). والانقسام غير المتساوي مظهر للخلايا الوليدة الناتجة قريبة الشبه بتلك الخلايا التي تتزايل مع تكوين خلية الأم للخلية الحارسة في الأوراق والسوق لذوات الفلقة الواحدة، باستثناء وجود فروق سيتوبلازمية أقل وضوحاً بين الخلايا الوليدة (قارن الأشكال 2-9 ب و 2-10 مع شكل 5-29). والانقسامات غير المتساوية التي من هذا النوع مهمة، حيث إنها تعتبر مقدمة لتمايز الخلية. (انظر الجزء الأول، ¹²⁷ فصل 2).

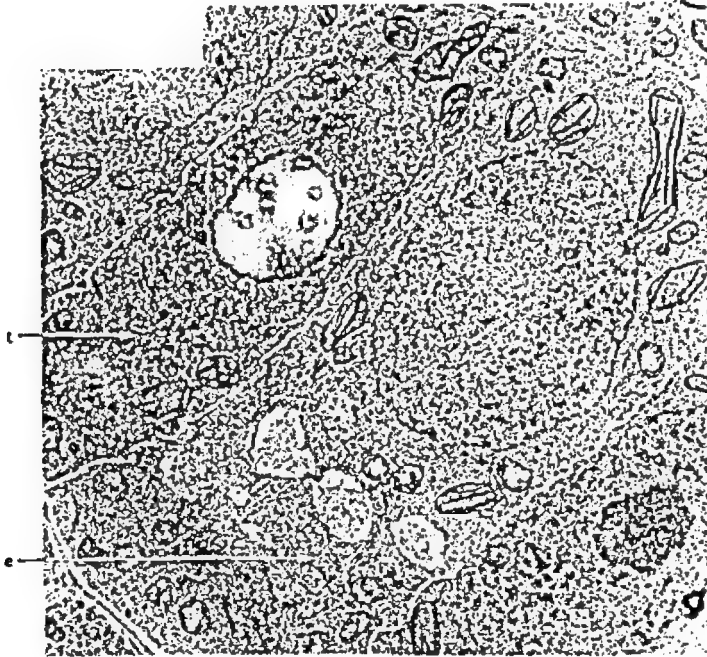
وفي نبات Hydrocharis، تعتبر الخلايا الشعرية خلايا مهمة جداً. لا تنقسم، على النقيض من الخلية الكبيرة المجاورة التي تنقسم عدة مرات، ولكن تستمر أنويتها في تكوين DNA. وهذه النتائج تصبح عديدة الصبغيات الداخلية، وأنويتها كبيرة مقارنة



(شكل 2-9) تكوين الشعيرات الجذرية في بشرة Hydrocharis. (أ) صورة مجهرية لجزء من منشأ البشرة توضح الانقسام غير المتساوي للخلايا. الناتج الصغير الأقرب لهذا الانقسام، الذي يصطبغ بكثافة أكثر، هو الشعيرة الجذرية (t)؛ الناتج الكبير هو خلية البشرة. (e) 1200x.

(From Cutter and Fledman, ¹²⁸, Fig.4, p.193.).

(ب) صورة مجهرية إلكترونية لمنشأ بشرة الخلية في الطور النهائي للانقسام غير المتساوي يعطي الشعيرات الجذرية (t). الجذر (w) بين الخليتين البنويتين، التي لم يكتمل تكوينهما، منحنية كثيراً. الصور النموجية لانقسام الفتيلي غير المتساوي من هذا النوع. 6000x.



(شكل 2-10) صورة إلكترونية للشعيرة الجذرية (t) خلية البشرة المجاورة (e) مباشرة بعد الانقسام غير المتساوي لخلية منشأ البشرة في جذر Hydrocharis. خلية البشرة أكثر تحوصلاً من الشعيرة الجذرية. 6120x.

بالخلايا المجاورة؛ والأنوية العديدة الصبغيات تحتوي على الكمية العادية للصبغيات الأحادية من DNA. وعلى مسافة من قمة الجذر تحتوي الخلية الشعرية على 8 مرات من DNA مقارنة بالخلايا المجاورة. واستمرارية تكوين DNA درست بقياس امتصاص ضوء الأنوية المصبوغة بكاشف فيولجين Feulgen بواسطة مطياف مقياس الضوء الدقيق microspectrophotometer، الذي يسمح بالمقارنة بين الأنوية، وبواسطة امداد الجذور بالتايميدين - ^3H 129 وفي صور الإشعاع الذاتي يوجد الكثير من حبيبات الفضة على أنوية الخلية الشعرية. ومن المحتمل أن طبيعة تعدد صبغيات الخلية لا يتحكم مباشرة في التمايز، ولكنه عبارة عن عامل يؤدي إلى النمو الهائل. والشعيرات الجذرية من هذه الأنواع عبارة عن خلايا كبيرة خصوصية، يصل طولها إلى حوالى 5 مليمترات.

وفي الأنواع الأخرى، ربما تتكون الشعيرات الجذرية من كل صف الخلايا، والتي تكون صبغتها أكثر كثافة من جاراتها (شكل 2-11)، أو من الخلايا الأقل تمايزاً.

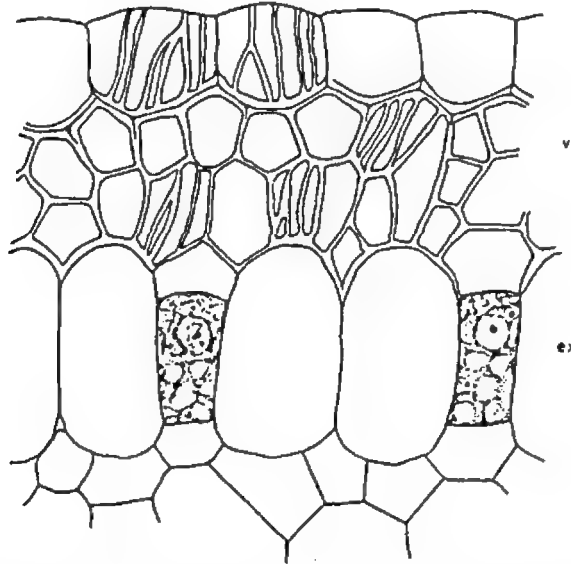
وفي الجذور الهوائية لبعض الأركيدات توجد بشرة متضاعفة أو غشاء Velamen، ويشقق هذا النسيج من بداءات البشرة وربما يصل سمكها إلى عدة



(شكل 2-11) قطاع عرضي في جزء من جذر الفجل، موضح الشعيرات الجذرية الكثيفة الصبغة، التي تتكون من صفوف طولية. rc، غطاء الجذر؛ (l)، الشعيرة الجذرية 500x

(by courtesy of M. J. York.)

خلايا. والخلايا متينة وخالية من المحتويات، وتدعم جذر الخلية بواسطة حزم من اللجنين، وفي الجانب الداخلي للغشاء توجد طبقة متخصصة من الخلايا تشتق من منشأ القشرة وليس من منشأ البشرة، وبذلك ربما تعتبر كطبقة خارجية للقشرة، exodermis (شكل 2-12). وتتكون هذه الطبقة من خلايا طويلة وقصيرة متبادلة؛ والخلايا الطويلة تصبح سميكة الجذر على أسطحها القطرية ومماساتها الخارجية، ولكن تبقى الخلايا الصغيرة رقيقة الجذر وتسمى خلايا المرور. وفي بعض الأنواع النباتية، نجد أن الغشاء المتاخم لخلايا المرور متخصص بطرق مختلفة؛ ومعرفة سبب هذا ربما يتطلب البحث. وهكذا نجد أن القشرة الخارجية تشغل أماكن محددة بين الخلايا الرقيقة الجذر للقشرة من ناحية، وخلايا سميكة الجذر الغشائية من ناحية أخرى؛ ومن هذه الناحية، كما في النسيج الأصلي، تتشابه مع الإندودرمس (انظر تحت)، وبالطبع نجد أن الإندودرمس والبشرة الخارجية غالباً ما تكونان صورة مرآة على الجانبين المتقابلين للقشرة⁵³³. وجدير بالملاحظة أن جدر التماس في النسيجين تشبه الأنسجة التي تتاخمها؛ أي خلايا الإندودرمس وهي سميكة على جدر التماس الداخلية، تلك التي على البشرة الخارجية على الجدار الخارجي،



(شكل 2-12) قطاع عرضي لجزء من الغشاء (v) والبشرة الظاهرية (ex) للجذر الهوائي للاركييد، تحتوي خلايا الغشاء على تغليط على الجذر. خلايا المرور الأصفر للبشرة الظاهرية موضحة مع محتويات الخلية.

(From Fritsch, F.E. and Solisburg, E.J. (1961) plant form and function, Bell and Sons, London, Fig. 64, p.112.).

والسبب في هذا غير معروف، ولكن ربما يكون ناتجاً عن العوامل الميكانيكية.

ويعتقد بأن وظيفة الغشاء هي حماية النسيج، كما تمنع فقدان الماء من خلايا القشرة الحساسة للجذور الهوائية المعراة. وحقيقة أن الأنسجة القمية للجذر نادراً ما تكون محمية بواسطة الغشاء الناضج، على الرغم من أنهما متساويان في التعريض إلى التجفيف، مما يقترح بأن هذه الخاتمة ربما تتطلب إعادة فحصها أو دراستها. ويعتقد في السابق بأن خلايا الغشاء أيضاً تمتص وتحتفظ بالماء الممتص من الجو، وتشير الدراسات الحديثة، إلى أن الغشاء الناضج والقشرة الخارجية غير منفذين للماء والمحاليل¹⁵².

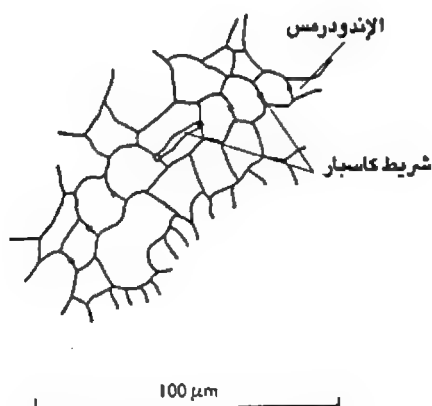
القشرة (Cortex)

في غالبية الجذور نجد أن القشرة عبارة عن خلايا برنشيمية. واثناء النمو يزداد كثيراً حجم خلايا القشرة المتميزة قبل أن يكون التحوصل واضحاً. وفي بعض الجذور، وفي الخصوص بعض النباتات المائية، نجد أن خلايا القشرة مرتبة على نحو منتظم، قطرياً وفي الدوائر المركزية. ربما توجد بجلاء المسافات البينخلوية، وتظهر بوضوح في أنواع النباتات المائية، حيث تكون نوعاً من البرنشيمية الهوائية. وغالباً ما تحتوي خلايا القشرة على نشأ، وفي بعض الأحيان على بلورات. والسكلرنشيمية أكثر شيوعاً في جذور نباتات ذوات الفلقة الواحدة مقارنة بنباتات ذوات الفلقتين. وميزة القصبيات الشعرية الموجودة في جذور الهولة *Monstera* التي تتكون من خلايا صغيرة، غنية بالبروتوبلازم والتي تتكون في نهاية سلسلة خلايا القشرة.⁴⁶ ووجود الكولنشيما في جذور الهولة يعطينا أحياناً مثلاً جيداً. والطبقة الأبعد أو طبقات القشرة، الموجودة تحت البشرة مباشرة، ربما تتميز بكقشرة خارجية، نوع من تحت بشرة *hypodermis*، بها جدر مسوية. والطبقة الأقرب للقشرة غالباً ما تتميز كاندودرمس. ولقد تبين أن هذه الطبقات متشابهة في كيمياء النسيج إلى حد ما⁵³³.

الإندودرمس (Endodermis)

تتميز الإندودرمس مهم جداً حيث تشتمل على طبقة واحدة من الخلايا المختلفة فسيولوجياً وفي التركيب والوظيفة عن تلك الخلايا التي على الجانبين. ولقد أوضح Van fleet وآخرون أن أنزيمات البروكسيداز وأكسيداز السيتوكروم وأكسيداز البوليفينول وأنزيمات أخرى عديدة يمكن كشفها من الإندودرمس النامي؛ هذه الأنزيمات غير مقصورة على خلايا الإندودرمس، ولكن من المحتمل أن توجد هناك في تركيزات مختلفة أو في أماكن مختلفة في الخلية. ولقد ادعى Van fleet أن طرق الكيمياء النسيجية توضح على الأقل 14 نوعاً مختلفاً من الإندودرمس. وفي خلايا

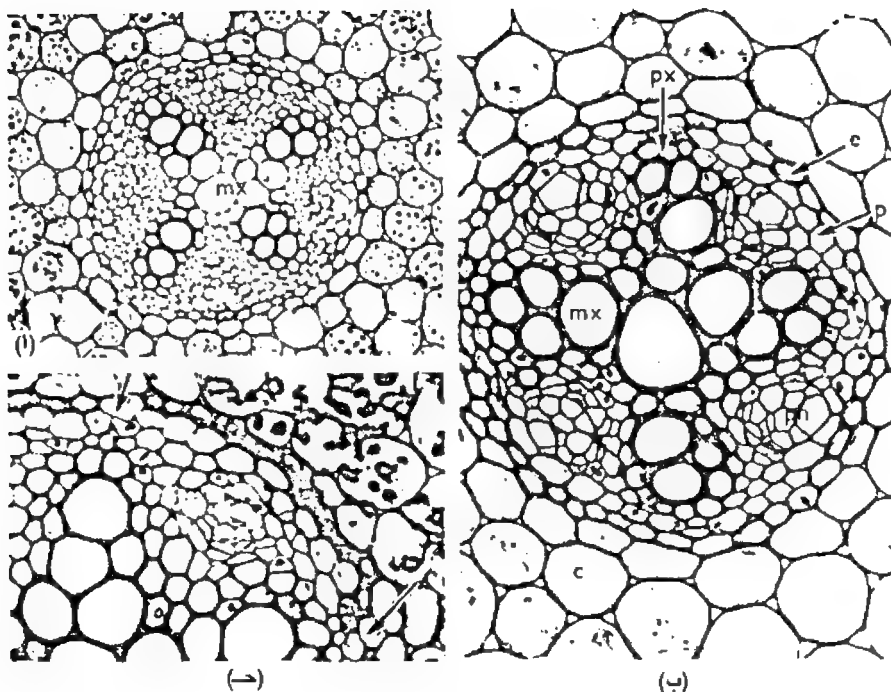
الإندودرمس الفتية نجد أن حزمة من السيوبرين، شريط كسبار، يمر قطرياً حول الخلية وهكذا نجده في الجدر القطرية في القطاعات العرضية للجذور (شكل 2-13). وترسب السيوبرين، الذي تتصل به بروتوبلاست الخلية، وتستمر عبر الصفيحة الوسطى للجدر القطرية، ولكنها غير موجودة في جدر التماس. ويعتقد أن شريط كسبار يبذل تحكماً حول حركة المواد في الجدر، ولكن وظيفة الإندودرمس لا زالت غامضة إلى حد ما. ومن المحتمل أن المواد المحدودة التوزيع بواسطة الإندودرمس تشتمل على أكسينات طبيعية. وفي بعض الجذور نجد أن خلايا القشرة الخارجية تحتوي أيضاً على اشربة كسبار⁵³³. ولقد أوضحت الدراسات الحديثة للمجهر الالكتروني وجود تغليظ الجدار في منطقة شريط كسبار. وهنا نجد أن البلازما السميكة وتلتصق بجدار الخلية بقوة، بينما نجد أن الروابط البلازمية موجودة بين الإندودرم والقشرة وخلايا البريسكيل، ولم تظهر الروابط البلازمية في منطقة شريط كسبار.



(شكل 2-13) جزء من قطاع عرضي للجذر الفتى للخيار، يوضح نمو الإندودرمس مع اشربة كسبار.

وفي الجذور التي لم تتم بالتغليظ الثانوي نجد تكون شريط السيوبرين فوق كل الجدار الداخلي لخلايا الإندودرم؛ وفيما بعد يترسب التغليظ السيليولوزي على الجذور الداخلية للتماس والجدر القطرية للخلايا (شكل 2-14 ب) والذي غالباً ما يصبح ملجناً.

وتظهر أيضاً دراسات المجهر الالكتروني طبيعة تغليظ جدار الإندودرمس، ويبدأ تكوين التغليظ للجدار غالباً في خلايا الإندودرمس في الامكنة المقابلة للخشب الأول (شكل 2-14 ح). وطبيعة هذا التمرکز التي تحفز تكوين تغليظ الجدار لم تفحص بشيء من التفصيل.



(شكل 14-2) قطاع عرضي لجذر الحودان. (ا) جذر قتي، يوضح الاسطوانة الوعائية الرباعية الأذرع محاط بخلايا برنشيمية تحتوي حبيبات النشا. الخشب التالي (mx) لم تتمايز بعد. 50 x جذر مسن قليلاً يظهر فيه النسيج الوعائي الكامل التمايز. جزء فقط من الإندودرمس (يتطابق مع مكان اللحاء) سميك الجذر. (ب) قشرة: e، إندودرمس: mx الخشب التالي: p، البريسكيل: ph، اللحاء: px الخشب الأول. 250 x. (ج) الجذر المسنة، والتي فيها خلايا الإندودرمس سميكة الجذر باستثناء خلايا المروود (معلمة بأسهم) خارج أقطاب الخشب الأول. 250 x.

(Pericycle)

البريسكيل

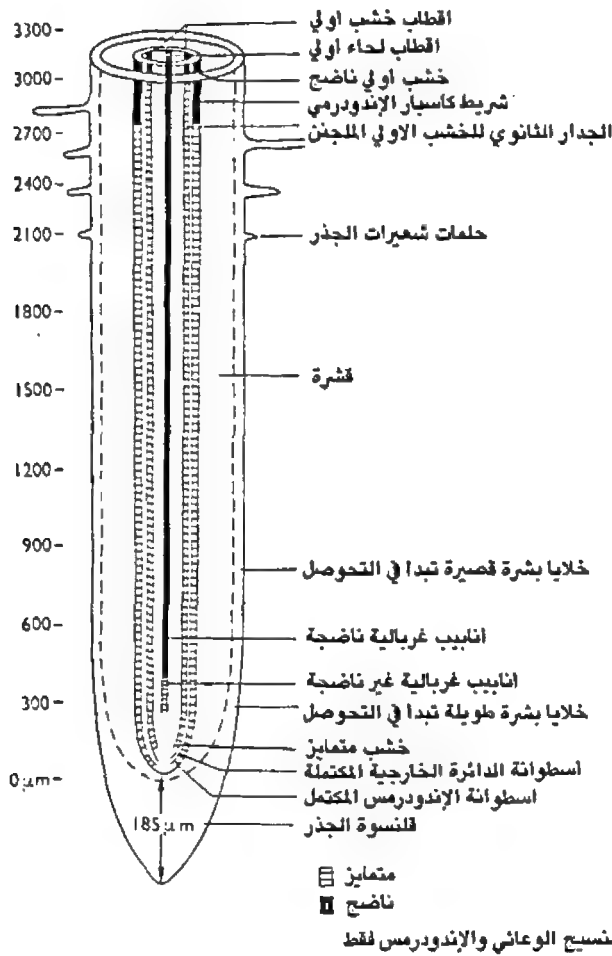
ويتكون البريسكيل غالباً من طبقة واحدة من الخلايا البرنشيمية التي تقع مباشرة داخل الإندودرمس خارج أنسجة الحزمة (شكل 14-2 ب). وتشتق من بعض بداءات المرستيم. وتحفظ بقدرتها على النمو المرستيمي، وتكوّن منشأ الجذر الجانبي، وأجزاء من الكامبيوم الحزمي (المرستيم الجانبي الذي يعطي الخشب الثانوي واللحاء) لذلك فالمرستيم هو الذي يعطي الفلين، الكامبيوم القليني. وخلايا البريسكيل، تشبه خلايا المرستيم القمي، ودائماً تكون ثنائية الصفيحات، إلا أن الأنسجة المجاورة ربما تظهر درجات متفاوتة من تعدد الصفيحات⁵²¹. والبريسكيل يسمى في بعض الأحيان كامبيوماً محيطياً.

يشاهد النظام الوعائي الجذر في القطاع العرضي الذي يتكون من عدد متفاوت من الأشعة المثلثة الشكل للجذر - المغلظة وعناصر القصيبة الملقنة، تتبادل مع أقواس اللحاء الرقيقة الجذر (شكل 2-14 أ وب). وفي الجذر، على النقيض من الساق، نجد أن الخشب واللحاء لا يقعان على نفس القطر. وربما يكون الخشب قلباً مركزياً صلباً، أو ربما يوجد برنشيمي أو سكلرنشيمي، كما في جذور الكثير من نباتات الفلقة الواحدة. والجذور التي تحتوي 1, 2, 3, 4, 5 وأذرع كثيرة من الخشب تسمى على الترتيب أحادية الحزم وثنائية الحزم وثلاثية الحزم ورباعية الحزم وخماسية الحزم وعديدة الحزم.

وفي الجذر، نجد أن اتجاه تمايز الكامبيوم الأولي من النسيج المسن، الأكثر نضجاً ناحية قمة الجذر، أي قمي التعاقب. ويتكون في الكامبيوم الأولي من خلايا مرستيمية كثيفة الصبغة التي تستطيل في الخط الطولي للعضو الذي توجد فيه. ومن هذه الخلايا يتمايز تدريجياً الخشب الناضج واللحاء الناضج. ويعتبر مركز الاسطوانة كامبيوماً أولياً، على أية حال يتمايز النخاع المركزي تدريجياً. والبديل، المنطقة التي سوف تتمايز كنخاع تسمى المرستيم الأساسي ground meristem¹⁶⁸. يمكن دراسة تمايز عناصر الحزمة على نحو ملائم من القطاعات العرضية المأخوذة على مستويات مختلفة البعد من قمة الجذر، أي متجهة نحو قاعدة الجذر (أي في تعاقب قاعدي). ومثل هذه القطاعات تسمح بدراسة تمايز الخلايا بالنسبة إلى المكان والزمان. ويستمر الجذر في النمو قمياً، والأنسجة التي ترى في القطاع على مستوى معين خلف القمة سوف تتغير وتتمايز ثانية إذا تركت لتنمو لفترة ثانية من الزمن. ويمكن دراسة التمايز المستمر للنسيج أيضاً في القطاعات الطولية (شكل 2-15).

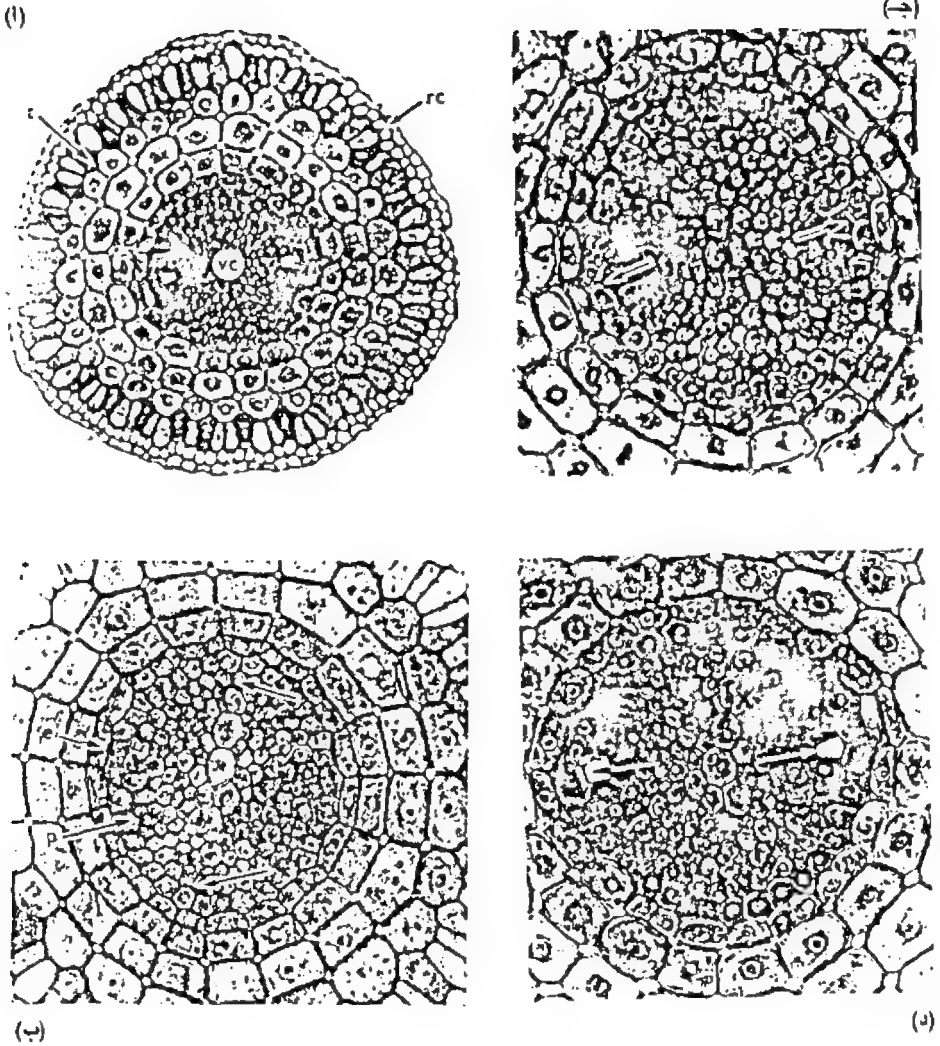
والعناصر الوعائية الأولى التي تصبح متميزة في القطاعات أخذت خلف قمة الجذر هي الخشب النامي غير الناضج لعناصر الوعاء. وهذا يظهر في القطاع العرضي (شكل 2-16 ب) كبيراً، وخلاياه متحوصلة إلى حد ما. وفي المستوى الأقرب قليلاً للجذر تظهر في القطاع العرضي الأنابيب الغربالية الأولى لتمايز اللحاء الأولي كخلايا ذات زوايا تخلو من محتوياتها تدريجياً (شكل 2-116 د). وقريباً جداً عبر الجذر تتميز العناصر الملقنة للخشب الأولى عند محيط أشعة الخشب؛ وعناصر الخشب النامي المستقبلية، على الرغم من أنها متميزة بوضوح، إلا أنها لا زالت غير ناضجة وغير ملقنة على هذا المستوى في الجذر. والخشب في جذر مغطاة البذور خارجي الحزمة Exarch، أي يتمايز نحو المركز من محيط الاسطوانة الوعائية ناحية

المركز (شكل 2-16 ب)، والذي يتعارض مع داخلي الحزمة endarch أو خشباً طارداً من المركز لسوق مغطاة البذور. وفي جذور بعض ذوات الفلقة الواحدة يوجد عنصر خشب تال واحد في المكان المركزي؛ وفي جذور أخرى توجد عناصر خشب تالية عديدة تحيط بالنخاع المركزي. ويتمايز الخشب واللحاء مثل الكامبيوم الأولي، في تعاقب قمي¹⁶⁵.



(شكل 2-15) رسم تخطيطي لقمة جذر الخردل موضح مستويات التمايز عند النضج للأنسجة المختلفة القريبة من قمة الجذر توضح المستويات لكل نسيج هو متوسط القياسات التي عملت على قطاعات من 15-20 جذر للبائدرات النامية على ورقة ترشيح مبللة.

(From Peterson, ³³⁹ Fig.10, p.326, reproduced by permission on national Research Council of Canada).



(شكل 2-16) تمايز النسيج كما يرى في القطاعات العرضية لجذر الخردل. (أ) عند حوالي 450 ملليمكرون من قمة جذر أنبوبين غرياليين (الخلايا ذات الزوايا بدون محتويات مرئية) تمايزت في الاسطوانة الوعائية (vc). طبقة من غطاء الجذر (rc) تغطي البشرة، التي تتكون من الشعيرات الجذرية (ا) وخلايا بشرة عادية. القشرة د تتكون من خلايا منتظمة وبها مسافات بينخولية. 150x. (ب) قطاع 60 ملليمكرون من القمة. تشير الأسهم إلى الطبقة الخارجية، عناصر الخشب الأول لصفحة الخشب الثنائية الأذرع لا زالت تتمايز. (ج). الأندودرم؛ p، البريسيكل. 300 x. (د) حوالي 180 ملليمكرون من قمة الجذر. تشير الأسهم إلى العناصر الغريالية المتمايزة. 300 x. (د) قطاع عرضي للأسطوانة الوعائية حوالي 450 ملليمكرون من قمة الجذر. تشير الأسهم إلى التمايز الكامل للعناصر الغريالية للحاء الأول. 300 x.

(From Peterson, ³⁹⁹ Figs.1, 4, 5, and 7. reproduced by permission of National Research Council of Canada).

والمسافة التي توجد خلف قمة الجذر والتي تتمايز فيها العناصر الناضجة للحاء الأولي والخشب الأولي تتفاوت طبقاً لمعدل نمو الجذر، والظروف الأخرى. وفي الجذور التي تنمو اصطناعياً في المزرعة المعقمة وجد أن هذه المسافة تتأثر بدرجة تهوية الوسط، بواسطة تركيز السكر، وبالعوامل الأخرى،⁴⁹⁶ وكلها بالتالي تتأثر بمعدلات النمو. وعلى العموم، تتمايز الأنسجة قريباً من قمة الجذر في الجذور البطيئة النمو، ويتضح في بعض الجذور أن مستويات التنشئة والتمايز الأخير، أو نضج الأنسجة ليست لها علاقة ببعضها؛⁴²⁸ وتتأثر المستويات بمعدل النمو أكثر من المستويات الأولى للتمايز القابلة للإدراك.²⁴⁶ وفي بعض الأنواع، يمكن إظهار أن تمايز كل الأنسجة المختلفة يتأثر بمعدل النمو للجذر، وعلى العموم، نجد أن نضجها لا زال يأخذ مجراه على النمط نفسه^{399 و 409}.

والخشب الأول للجذر غالباً ما يصبح ناضجاً قريباً من منطقة الاستطالة، ونتيجة لهذا، ربما لا تتكون عناصر القصيبية التي تحتوي على أنواع حلزونية وحلقية من التغليط الثانوي لجدار الخشب الثاني.¹⁶⁸

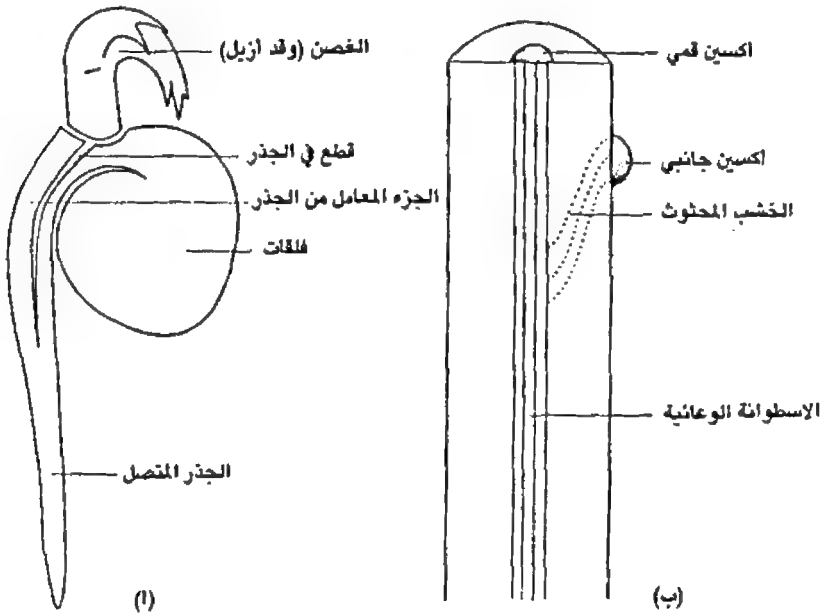
لقد أوضحت دراسات كيميائية النسيج أن نشاط البروكسيديز موجود في غطاء الجذر خصوصاً، والبشرة المتمايزة والنسيج الوعائي المبكر. وبعد معاملة الجذر بأندول حامض الخليك نلاحظ زيادة تحفيز البروكسيديز في خلايا النسيج الوعائي²⁷⁶. وهذه الملاحظات ربما لها قيمة في تفسير تأثيرات عديدة لأندول حامض الخليك على أنسجة الجذر، ومع ذلك نجد أن وظيفة البروكسيديز نفسها غير واضحة.

العوامل التي تتحكم في تمايز الخشب في الجذور (Factors Controlling Xylem Differentiation in Roots)

وفي التجارب الحديثة على جذور البازلاء، أوضح Sachs^{440 و 442} أن انتقال الأكسين من الغصن ربما يكون مهماً في التأثير على التمايز الوعائي في الجذور. وتشتمل هذه التجارب على تمايز خلايا برنشيمية القشرة كعناصر قصيبية تحت تأثير مصدر الأكسين. (أجريت تجارب من هذا النوع، على الغصون، ونوقشت في الجزء الأول،¹²⁷ فصل 8). وفي التجربة الأولى التي أجراها Sachs⁴⁴⁰ والتي فصل فيها الجذر عن غصن بادرات البازلاء. وطعم الاثنيتين هي مغامرة أخرى. فتكون اتصال بين الخشب على كلا الجانبين للقطع في أيام قليلة بواسطة تمايز خلايا البرنشيمية كخلايا خشبية. وإذا منع التطعيم من التلامس، نجد أن الخشب يتمايز فقط على

جانب الجزء المقطوع للغصن. وحيث أن تأثير الغصن يمكن أن يستبدل بواسطة 1% من أندول حامض الخليك في عجينة اللانولين، فقد استنتج أن الغصن يمد عاديًا بمنبه يعمل على تحفيز الخشب، ومن المحتمل أن يكون أكسيناً، في الجذر. ولقد اقترح Sachs أن الجذور أساسية وتعمل كفيض للمنبهات التي تأتي من الغصن، وأن الخشب يتكون على طول طريق المنبه، بقدر ما هو معلوم فيما تعمله السوق المبروجة. (انظر الجزء الأول).

وفي تجارب أخرى شق Sachs جزئياً⁴⁴¹ جذور بادرات البازلاء المقطوعة الرأس طولياً بطريقة ما بحيث يبقى الاتصال بين النصفين خلال قمة الجذر (شكل 2-17). وإذا أضيف أندول حامض الخليك في اللانولين إلى جانب نصف الجذر، نجد أن خلايا القشرة تتمايز كخشب وأن حزمة الخشب تكوّن اتصالاً مع النسيج الوعائي للجذر الموجود أصلاً. وإذا أضيف أ ح خ إلى الجذر ليس جانبياً فقط، ولكن أيضاً على الطرف المقطوع للأسطوانة المركزية، نجد أن الحزمة المحفزة لا تتصل بالأسطوانة المركزية. ولقد استنتج Sachs⁴⁴¹ أن حزمة الخشب سوف تنمو ناحية



(شكل 2-17) . النظام المستعمل في تجارب حث الخشب في جذور البازلاء. (أ) بادرات عمرها 3 - أيام، توضع القطع المعول لفصل نصف الجذر المستعمل في التجارب. يبقى متصلاً بالفلقات خلال الجزء الأبعد المتصل للجذر. (ب) السطح المقطوع للجزء المعامل. المكانان المضاف إليهما الأكسين معلان.

(After Sachs, ⁴⁴¹ Fig. 1, p.785).

نسيج الاسطوانة الموجودة أصلاً، إذا كان هذا خالياً من مصدر الأكسين فقط. وتحت هذه الظروف تبين أن الأنسجة تعمل كفيض جذاب لمصدر جديد للأكسين. وعلى النقيض، تثبط حزم الخشب من التكوين في منطقة النسيج الوعائي الذي زود بالأكسين.

وبتكرار هذه التجربة، استعمل Sachs نصف الجذور، كما في التجربة السابقة، ولكنه أزال الاسطوانة المركزية الأصلية للنسيج الوعائي. وتحت هذه الظروف، فإن إضافة أ ح خ جانبياً تحفز حزم الخشب المتصلة مع النسيج الوعائي في الجزء المتصل بقمة الجذر. وإذا أضيف القسمان من الأكسين في مراكز مختلفة، وإحدى الإضافات تسبق الأخرى بأسبوع، نجد أن الحزم أو الخيوط الجديدة تتصل مع الخيوط الأولى. وفي الأنسجة الخالية من النسيج الوعائي العادي، نجد أن الخلايا التي قد بدأت في التمايز كعناصر وعائية تجذب المنبه المحفز - الأكسين - وتمنع تمايز الخلايا المجاورة كعناصر خشبية.

وهذا الاكتشاف دعا Sachs⁴⁴⁰ إلى الاستنتاج أن منبه تحفيز الخشب المتكون في الغصن يتحرك إلى أسفل إلى الجذر خلال نظام الاسطوانة، وتحت ظروف التجربة نجد أن الخشب يتكون على طول طريق المنبه. ومن المحتمل أيضاً وجود عامل فعال في التمايز العادي للخشب في الجذر. وتشير تجربة Torrey⁵¹⁷ على مزرعة قمم جذر البازلاء أن التأثير القادم من الغصن ليس ضرورياً لتمايز الوعاء.

أنماط تمايز الوعاء (Patterns of Vascular Differentiation)

ونمط النظام الجميل للأنسجة الوعائية هو إحدى الصور المميزة للجذور، ويعتبر مثلاً جيداً للتنظيم التماثل لكثير من الأعضاء والأنسجة النباتية. فما هي العوامل التي تتحكم في نظام هذه الأنماط المتميزة؟ في عام 1952 قدم Turing⁵³² نظريته حيث حاول شرحها، بالاصطلاحات الرياضية، كيف يمكن للنمط أن يتكون في النظام المتجانس مبدئياً. وفي هيئته البسيطة يشرح هذا إلى أي مدى يمكن للمادتين المتكونتين وراثياً وموادها الأيضية المزمالة أن تتوزع أو تتجمع في نمط غير مرئي يوصف «بالموج الثابت». وتوزيع المواد يمكن أن يكون الأساس لتكوين النمط المرئي للأعضاء أو الأنسجة.

هذا الاحتمال الرياضي غير مشكوك فيه، ولكن بيولوجياً إلى الآن لم يظهر بوضوح؛ وبالطبع، نجد أن التقنية لهذا لم تتوافر إلى الآن. ولقد اقترح Bünning أن النمط الوعائي ربما ناتج من العوامل التي تحفز تمايز الخشب الأقرب لعناصر

الخشب التي تمايزت، في الخطوط القطرية والطولية، وتثبت تمايز اللحاء، التي تظهر بقدر ما هو محتمل من مجاميع الخشب (إلى أن يتم أولاً ترسيخ تمايز الخشب التالي). ولقد أشار Thimann إلى أنه من غير المحتمل أن المواد المنتشرة مثل الأكسين أو الفيتامينات يمكن أن تكون فعالة في الأنظمة التي من هذا النوع، حيث إنه لا يمكن حدوث منحدر التركيز الحاد. ومن المحتمل أن يشتمل على المركبات عالية الوزن الجزيء. وافترض Bunning's¹⁶⁹ مقترح للنقص على أسس أخرى.

وعلاوة على ذلك، توجد أدلة تجريبية على أن الهرمونات التي من نوع الأكسين تستخدم بطريقة ما في ترسيخ النمط الوعائي، وهذا الاحتمال غير مباشر، خلال تأثيراتها على المرستيم القمي.

وعلى الرغم من أنه يتضح أن ذلك ليس حقيقة لكل الأنواع النباتية، فمن المعروف منذ زمن طويل عند كثير من النباتات وجود علاقة عامة بين العدد الحقيقي لأشعة الخشب وأقواس اللحاء وقطر الجذر⁵⁴⁵. ولقد اقترح أن العوامل التي تتحكم في الظاهرة يجب أن تبحث في المرستيم القمي للجذر، حيث تنشأ الأنسجة. وبعض التجارب الحديثة على الجذور المقطوعة للمزرعة المعقمة تجسد هذه الفكرة.

وقدرة Torrey⁵¹⁷ على إنماء 0.5 مليمتراً من قمة جذور البازلاء في وسط اصطناعي مغذٍ، حقيقة مهمة جداً في حد ذاتها، حيث إن جزءاً كبيراً من هذه المنطقة تشغله أنسجة غطاء الجذر والمركز الهامد، والذي ينقسم ببطء نسبياً. وعند قاعدة 0.5 مليمتراً لقمم الثلاثي الحزم للنظام الوعائي المميز لجذر البازلاء ترسخت مباشرة، ولكن لا يوجد تمايز للعناصر الوعائية. وفي بعض هذه الجذور النامية في المزرعة، يوجد تحور مؤقت للنظام الوعائي إلى حالة الأحادي الحزم أو الثنائي الحزم.

وفي التجارب التي استعملت فيها القمم المشطورة لجذر الخردل، أوضح Reinhard⁴²² أن عدد مجموعات الخشب يمكن أن تتحور. وتتجدد أنواع نباتية جديدة من النصفين، وتتكون جذور جديدة. وفي بعض الأحيان نجد أن كلا النوعين ثلاثية الحزم، بدلاً من الحالة العادية الثنائية الحزم، وأحياناً نصف ثنائي الحزم والنصف الآخر ثلاثي الحزم.

ولقد وطدت هذه التجارب نقطتين هامتين. (1) وكما أشارت الدراسات الملاحظة، أن النمط المتكون بواسطة الأنسجة الوعائية النامية ناتج بالتأكيد عن نشاط المرستيم القمي، وليس ناتجاً عن التأثير المحفز من الأنسجة الوعائية المسنة، حتى أن التمايز الحقيقي للأنسجة هو قمي التعاقب. (2) وفي تجارب Torrey، يتضح أن

التنظيم القطري للانسجة الوعائية الابتدائية، أي عدد حزم الخشب واللحاء لها علاقة بأبعاد المرستيم القمي على المستوى الذي يبدأ فيه حدوث النمط.

والاستنتاج الأول لهذا الاحتمال أيضاً تؤيده بعض التجارب التي أجراها Bünning⁷¹ ،⁷⁰ فقد قطع 2 ملليمتر من قمة الجذور، وأديرت بزواية، ووضعت ثانية على الجذع الباقي من نسيج الجذر المسن. والانسجة الوعائية التي تكونت في قمم الجذر تتكون خارج خط انسجة الأجزاء المسنة للجذور. وهنا أيضاً يحدد النمط الوعائي بوضوح من القمة وليس بواسطة الانسجة الوعائية الموجودة أصلاً. بل كما أشار Esau إلى حدوث بعض التمايز للانسجة الوعائية في القمم التي يصل طولها إلى 2 ملليمتر.

وفي تجارب أخرى لمزرعة الجذور، نجد أن النمط الوعائي قد تغير بطريقة مختلفة، ولقد وجد Torrey⁵¹⁸ أن المرستيمات القمية الجديدة التي قد تجددت على جذور البازلاء المقطوعة الرأس والموضوعة في وسط يحتوي على تركيزات مناسبة من ا ح خ، تمتلك نظاماً وعائياً متماثلاً سداسي الحزم، أي أن واحدة فيها، حزم خشب ولحاء، بدلاً من ميزة 3 حزم العادية لجذور البازلاء وتلك التي تكونت في وسط الكنترول. ويحتفظ بالنظام السداسي الحزم طالما أن الجذور موجودة في الوسط الذي يحتوي على ا ح خ، ولكن إذا نقلت الجذور إلى وسط الكنترول بدون ا ح خ فإنها تنقلب تدريجياً إلى النمط الرباعي الحزم أو الثلاثي الحزم. وبعد النقل إلى وسط الكنترول نلاحظ أن جذر الثلاثي الحزم تكوّن أنماطاً وعائية متماثلة من الخماسي الحزم والرباعي الحزم قبل الوصول إلى الحالة النموذجية الثلاثية الحزم.

وتتفق هذه النتائج مع الاستنتاجات السابقة، لأن قطر اسطوانة الكامبيوم الأولى للجذور السداسية الحزم عند مستوى تكوين النمط أكثر من الجذور الثلاثية الحزم. ويقترح أن الأكسين المضاف اصطناعياً له تأثير أكبر على حجم منطقة المرستيم. وهذا مما يزيد في قطر منطقة النمط المتكون وهو كاف للتقليل من التأثير المثبط للحزمة الوعائية الواحدة كما أوضحه Sachs⁴⁴¹. وهذه خطوة معقولة للافتراض بأنه تحت الظروف العادية للنمو يمكن التحكم في أقطار مرستيم الجذر بواسطة الأكسين الداخلي في الجذر أي بالأكسين الموجود داخل الانسجة.

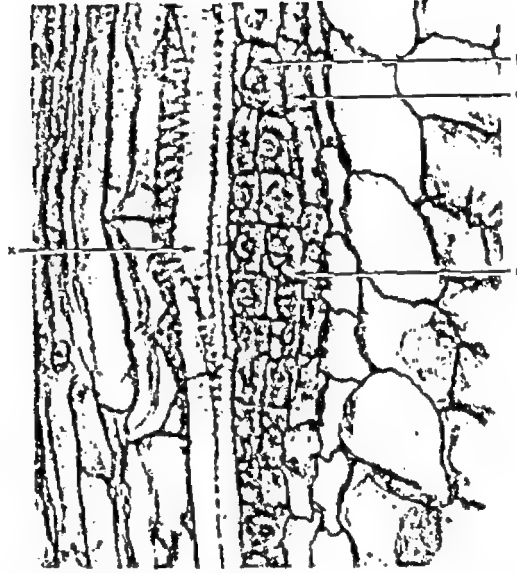
وفي التجارب اللاحقة لتجديد قمم الجذور، أوضح Torrey⁵²⁰ أنه أضيف الكينتين، بالإضافة إلى ا ح خ، بتركيز معين فإننا نجد أن استطالة الجذور تثبط، وأن نمطاً وعائياً متحد المركز يشبه الانسجة الوعائية الثانوية، يحفز. وهذا ناتج عن الزيادة في قدرة بعض الخلايا على الانقسام.

وتشير هذه التجارب إلى أن مواد النمو، وحدها أو باتحادها مع مواد مختلفة، مهمة في التحكم في مركز وكمية انقسام الخلية في مرستيم قمة الجذر، وهذا بالتالي يمكن أن يؤثر على النمط الوعائي. ومن المهم الكشف عن مركز إنتاج الهرمونات الداخلية في الجذر. ومن المحتمل أن المنطقة الطرفية، وخصوصاً المركز الهامد، ربما يُكوّن مركز الإنتاج المواد المستخدمة⁵²⁰. ولقد رأينا بأن خلايا قلنسوة الجذر تمارس بعض التحكم في توزيع المواد الهرمونية المستخدمة في الانتماء الأرضي. ومن المحتمل أن تأثير قلنسوة الجذر على التحكم في النمط الوعائي له مفعول أيضاً مما يدعونا إلى بحثه الآن.

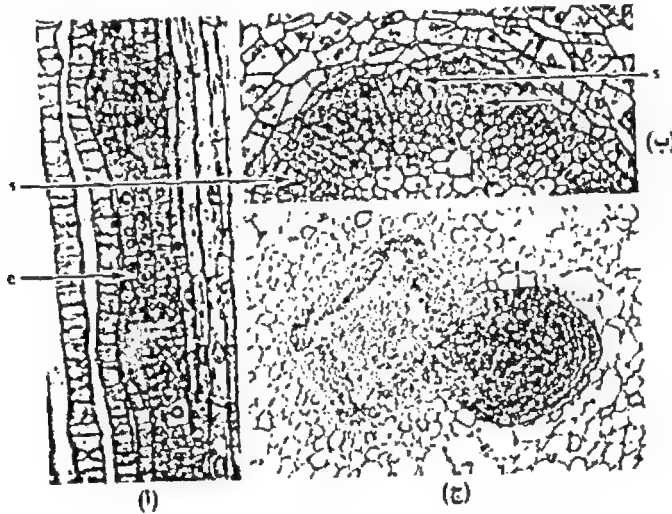
وننتج هذه التجارب تعطينا بعض التفسير للعوامل التي تتحكم في عدد حزم الخشب واللحاء في الجذر، ولكنها لا تشرح تمايز بعض خلايا الكامبيوم الأولى كعناصر خشبية ومكونات أخرى كالحاء. وتشير تجارب نسيج كالاس الساق إلى أن التوازن بين الأكسجين وتركيز السكر مهم في التحكم في تمايز هذه العناصر (انظر الجزء الأول الفصلان 8 و9)، نجد أن اللحاء والخشب لا ينتظمان قطرياً ولكنهما يتبادلان مع بعضهما أثناء النمو الابتدائي. وربما نكون الآن قد اقتربنا من فهم العوامل التي تتحكم في تمايز الوعاء، كنتيجة لتجمع الملاحظات الدقيقة والأبحاث التجريبية. والمطلوب معلومات أوفر، عن مراكز تكوين المواد المستخدمة وعن آلية توزيعها (ربما في «الموجات الساكنة») داخل الجذر.

منشأ الجذور الجانبية (Origin of Lateral Roots)

في النباتات الزهرية، يتكون منشأ الجذور الجانبية في البريسيكل، ولو أنه في بعض الأنواع تشترك الإندودرمس في تكوينها. وفي نبات السرخس والنباتات السرخسية الأخرى تنشأ الجذور الجانبية في الإندودرمس. وهكذا نجد أن منشأ الجذور الجانبية يمتلك قاعدة - عميقة، أو منشأ، داخلي الأصل endogenous يظهر إلى الخارج بالنمو خلال الكثير من طبقات النسيج؛ وهذا يتناقض مع المنشأ السطحي أو خارجي النمو exogenous، للورقة وغالبية منشأ البراعم (انظر فصل 3). وفي ابتداء الجذر الجانبي تنقسم بريكلينيا خلايا المنطقة المتمركزة للبريسيكل على مسافة خلف قمة الجذر، أي بواسطة الجذر المتكونة الموازية لسطح الجذر. ويتبع الانقسام الأول انقسام آخر في المستويين البريكليني والأحديدي (عند الزاوية القائمة لسطح الجذر) (الشكل 2-18 و 2-19 أ و ب) وخلايا الإندودرمس ربما تنقسم أيضاً. وهكذا تنتظم تدريجياً المجموعة الصغيرة من الخلايا المرستيمية في مرستيم قمّي يشبه جذر الآباء، ويدفع طريقه خلال القشرة والبشرة (شكل



(شكل 18-2) قطاع عرضي في جذر القرطم، موضحاً مصدر منشأ الجذر الجانبي (r) بواسطة انقسام خلايا البريسكيل (p). (e) الإندودرم؛ (x) الخشب. 600 x.
(by courtesy of Dr. T.E. Mallory).



(شكل 19-2) مصدر منشأ الجذر الجانبي. (l) قطاع عرضي لجذر فكيكتوريا يوضح منشأ الجذرين الجانبيين الناتجين عن انقسام البريسكيل وطبقات الخلية التي تحتها. الإندودرم (e) من المحتمل أنها تنقسم أيضاً. توجد فراغات هوائية واضحة في القشرة. 250 x. (ب) قطاع عرضي لجذر فكيكتوريا، موضحاً مصدر منشأ الجذر الجانبي بين العناصر القريبالية (s) اللحاء الأولى، أي مقابلة للخشب التالي. خلايا الطبقة الموجودة تحت البريسكيل تنقسم بريكلينيا (الأسهم) في المراحل المبكرة من تكوين الجذر. 250 x. (ج) قطاع عرض لجذر الصفصاف، موضحاً منشأ الجذر الجانبي الجيد التنظيم ينمو خلال قشرة جذر الأياب. 100 x.

19-2 ح). والسؤال فيما إذا كانت العمليات الأنزيمية تستخدم أم ما زالت الاجابة عنه محل تناقض إلى حد ما، ولكن تشير دراسات المجهر الالكتروني 51 إلى أن البروتوبلازم المجاور لخلايا القشرة يحطم بواسطة نمو الجذر. وتبقى جذر هذه الخلايا وتحيط بمنشأ الجذر الجانبي النامي. ولقد اوضحت دراسة توزيع أنزيم B-جلو سيروفوسفيتيز في جذور البازلاء أنها تشترك عموماً مع الخلايا التي ستموت وتمر بمرحلة التحلل، وتشمل خلايا القشرة التي تحيط ببزوغ الجذور الجانبية⁴⁶⁴. ويقترح وجود حويصلات مغلقة متخصصة قريباً من الدكتيوسومات في الطبقة الخارجية لخلايا منشأ الجذور وربما تنتقل إنزيمات التحلل إلى جدار الخلية؛ 51 ومن ثم سوف تتحرك إلى الخارج وتهاجم خلايا القشرة المجاورة. وهذا موضوع جيد لدراسات لاحقة، وخاصة يظهر أن هذه المشاهدات تنطبق على منشأ الجذر ولكن لا تنطبق على البراعم التي تنشأ داخلياً. وأخيراً تتمايز الأنسجة الوعائية في منشأ الجذر الجانبي، ويحدث الاتصال بين عناصر الخشب واللحاء للجذور الجانبية الأصلية.

يتكون منشأ الجذر الجانبي في أماكن متميزة بالنسبة إلى خشب ولحاء جذر الآباء. والجذور الثنائية الحزم غالباً ما تتكون بين الخشب واللحاء، والجذور الثلاثية الحزم والرابعة الحزم في أمكنة مقابلة للخشب الأول (شكل 19-2 ح) والكثير من الجذور العديدة الحزم تقع مقابلة للخشب الأولي. وفي بعض الجذور العديدة الحزم، تتكون الجذور الجانبية في مراكز مقابلة إلى الخشب الأول.

وفي جذور بعض الأنواع النباتية، وعدد من هذه الجذور يتبع النباتات المائية¹⁷، ويتكون منشأ الجذر قريباً من قمة الجذر، في المناطق المرستيمية. وفي مثل تلك الجذور نجد أن منشأ الجذر الجانبي متعدد ويتكون في الأقرب وهذا يثير سؤالاً حول ما إذا كانت تنتظم في أنماط منتظمة مقارنة بتلك التي تتكون بواسطة منشأ الورقة في الغصن! وحديثاً توافرت بعض المعلومات التمهيدية حول هذه النقطة. وباستعمال جذور الموز وخمسة نباتات أخرى من ذوات الفلقة الواحدة، التي لا يتكون فيها المنشأ قريباً من المرستيم، لقد حلل Riopel⁴²⁶ ، رياضياً أقرب⁴²⁷ مسافة مجاورة لمنشأ الجذر الجانبي. وتشير النتائج إلى أن منشأ الجذر الجانبي لا ينتظم عشوائياً، ولكن يتكون من مركب غير عشوائي، توزيع منتشر. ويتضح أن بعض المراكز التي تقع مقابلة للخشب الأول أكثر تفضيلاً لمنشأ الجذر عن الأخرى، على أساس المكان السابق للمنشأ. ولقد اوضحت دراسات أخرى³⁵⁰ أن الأنواع النباتية التي لها الكثير من منشأ الجذر تكون قريبة من المرستيم، ويتكون المنشأ أحياناً في القطاعات المجاورة للجذر، أي مقابلة للخشب الأول المجاور أو قوس

اللاء، على نفس المستوى تقريباً. وهكذا يتضح أنه من غير المحتمل وجود إمكانية تثبيط كثير بين المنشأ من الخط الأفقي، في هذه الأنواع النباتية على الأقل. ويوجد منشأ الجذر الجانبي، في الخط الطولي على مسافات متساوية تقريباً في القطاعات المختلفة لنفس الجذر؛ وتتفاوت هذه المسافة إلى حد ما في الجذور المختلفة للنبات نفسه³⁵⁰. وتقترح هذه العلاقة أن مكان منشأ الجذر الجانبي يتأثر بواسطة الجذور الجانبية الموجودة أصلاً في نفس القطاع، وبواسطة المرستيم القمي نفسه، حيث إن المنشأ يتكون في القطاعات المختلفة على مسافة ثابتة تماماً من قمة الجذر. ونجد في الأنواع النباتية التي درست، أن العلاقة دقيقة بحيث تسمح التكهن بالمنشأ اللاحق.

ولقد شوهد تأثير المرستيم القمي بواسطة بحاث آخرين⁵¹⁹، أوضحوا أن تفرع الجذر يحفز بواسطة قطع الرأس⁵²¹. ولقد فشلت بعض الدراسات المتعلقة بدراسة العوامل التي تتحكم في تكوين الجذر الجانبي في الوصول إلى التمييز الهام بين التأثيرات على ابتداء أو على نمو المنشأ (البداية أو الأصل)، مما يصعب تفسيره.

ويتضح في الكثير من الجذور أن الأكسين هو أحد العوامل الضرورية لتكوين الجذر الجانبي، وهذا يحفز انقسام الخلية في بعض المناطق للبريسيكل⁵²¹. وفي جذور البازلاء، توجد أدلة عن وجود عامل آخر بدلاً من الأكسين، يحفز تكوين الجذور الجانبية، يوجد في المناطق القاعدية المسنة للجذور وينتقل ناحية قمة الجذر^{396 و 397}.

وتقترح التجارب الحديثة الأخرى بأن تحديد مراكز منشأ الجذر الجانبي، والمراحل المبكرة لتطورها، يمكن أن تتم بدون المراحل الأخيرة من الانقسام النووي والخلوي. وعند معاملة بادرات القمح بالكولشسين، الذي يسمح بتركيب DNA ولكن يمنع المراحل الأخيرة من الانقسام الفتيلي، نلاحظ تكون مناطق تشبه بداية الجذر، تسمى أشكال المنشأ Primordiamorphs، تتكون في الأمكنة العادية في البريسيكل. وتحتوي خلاياه على أنوية كبيرة بمقارنتها بالخلايا المجاورة، ولكن لا تنقسم. وعند إزالة الكولشسين، تمر أشكال المنشأ بالانقسام الخلوي وتنمو مكونة الجذور الجانبية¹⁷⁹. وتركيبات مشابهة إلى حد ما تحفز في جذور الأنواع النباتية الأخرى بواسطة ترايفلورالين Trifluralin، المبيد العشبي³⁶. ومن المحتمل أن البداءة التي تعتبر المنبه (أو المقداح) لانقسام الخلية في مناطق البريسيكل هي المحفز لتكوين الجذر الجانبي، وتتبع الأطوار اللاحقة في شكل برائي المنشأ.

والأدلة المتوفرة والمتعلقة بالعوامل المستخدمة في تكوين الجذر الجانبي مرة

أخرى تظهر على أنها تورط المواد المرمونية. وهذا يفسر الحاجة إلى معرفة الكثير حولها وتوزيعها في الجذر واسلوب عملها على المستوى الخلوي.

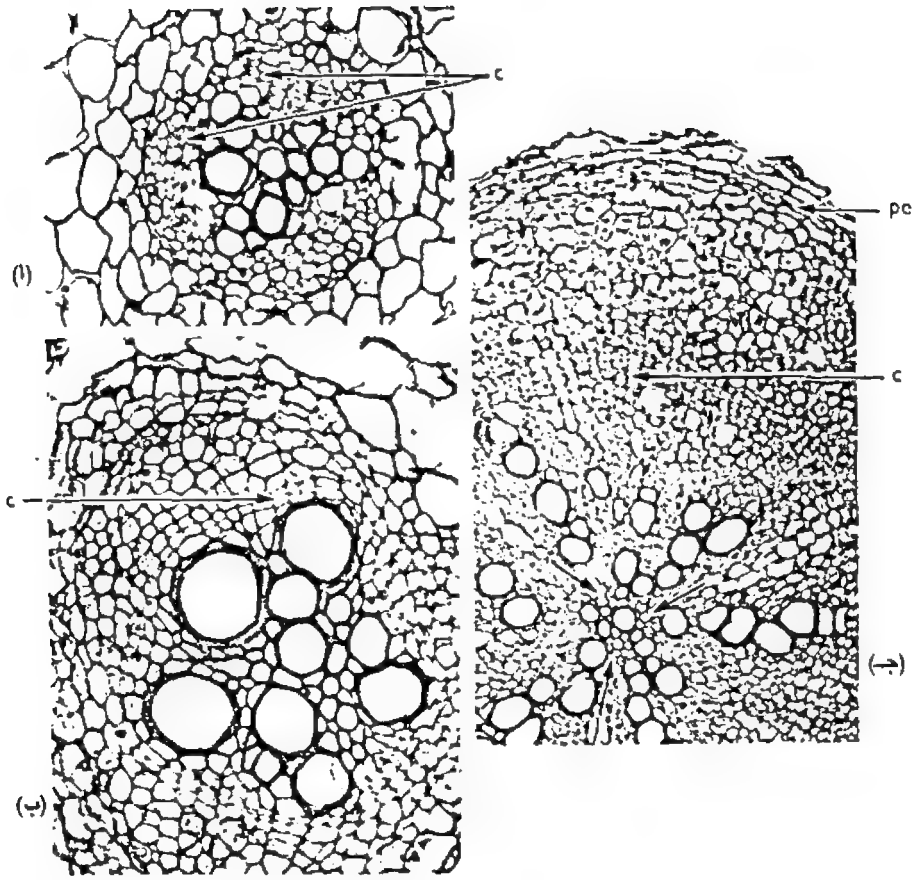
(Secondary Growth)

النمو الثانوي

تمر جذور معراة البذور وغالبية نباتات ذوات الفلقتين بالنمو الثانوي، وأثناء ذلك يتكون الكامبيوم الوعائي Vascular Cambium ليعطي الخشب الثانوي واللحاء الثانوي، ويتكون الكامبيوم الفليني، ليعطي البريديرم. ونجد أن جذور النباتات اللازهرية الوعائية وغالبية نباتات ذوات الفلقة الواحدة لا تمر بالنمو الثانوي.

ينشأ الكامبيوم الوعائي من خلايا الكامبيوم الأولي التي تبقى غير متمايضة بين اللحاء الابتدائي والخشب الابتدائي. وهكذا تتكون في البداية من نسيج الأشرطة المقسمة. وبالتالي نجد أن خلايا البريسكيل المجاورة لأقطاب الخشب الأول أيضاً تعطي الكامبيوم، وتتصل هذه الحزم بالأشرطة الموجودة أصلاً لتكوّن نسيجاً متصلاً. وعند هذه المرحلة نجد أن الكامبيوم ليس أسطوانياً ولكنه ذو فصوص، يتبع حدود الخشب الابتدائي (شكل 20-2 أ). والكامبيوم المتكون من خلايا الكامبيوم الأول على الجانب الداخلي للحاء الأول يصبح نشطاً أولاً، ومن ناحية أخرى، يُكوّن كمية كبيرة من الخشب الثانوي، إلى حين ظهور الكامبيوم في شكل دائري في القطاع العرضي (شكل 20-2 ب). وينقسم الكامبيوم بريكلينيا، مكوناً اللحاء الثانوي متجهاً إلى الخارج وخشباً ثانوياً إلى الداخل. وهكذا يحدث النمط نفسه في كامبيوم الساق، مكوناً أسطوانة من الخشب الثانوي واللحاء الثانوي. وبالطبع، نجد أن تركيب الجذر المسن الذي يحتوي على كمية هائلة من النسيج الثانوي سطحياً يشبه النسيج الثانوي للساق، باستثناء الخشب الابتدائي حيث يمكن التمييز في الخشب الأول عن وجود خشب أول، النموذجي في الجذور ذي حزمة خارجية البداءة (شكل 20-2 ح). وفي بعض الجذور، تعطي خلايا الكامبيوم المشتقة من البريسكيل نسيج الأشعة البرنشيمية. وعند حدوث النمو الثانوي الهائل في اللحاء الابتدائي، ربما تنسلخ خلايا الإندودرمس والقشرة والبشرة.

وبعد حدوث الانتاج للأنسجة الوعائية الثانوية في الجذر، يتلو تكوين البريديرم. وتنقسم خلايا البريسكيل بنشاط، ويتكون الكامبيوم الفليني في الطبقات الخارجية. ويتكون هذا من أسطوانة من النسيج الذي يقوم بوظائف متشابهة في الأسلوب مع الكامبيوم الوعائي، مكوناً الفلين Phellen في الناحية الخارجية للجذر، وتتكون القشرة الثانوية فيما بعد، مندفعة نحو المركز. وهكذا نجد أن خلايا هذه



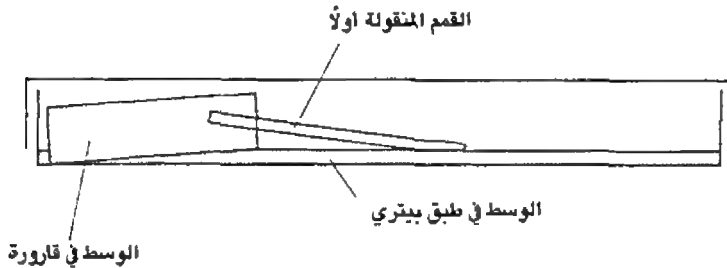
(شكل 20-2) النمو الثانوي في جذر البرسيم. (ا) المراحل المبكرة في النمو الثانوي، مع الكامبيوم (ج) لا زال يتبع حدود الثلث الثلاثي الخشب الابتدائي. 250. (ب) المرحلة الأخيرة، ومع الكامبيوم (c) تكوين دوائر في القطاع العرضي لبعض الخشب الثانوي واللحاء. 250 x. (ج) قطاع عرضي للجذر المسن، والذي يحتوي على كمية هائلة من الخشب الثانوي واللحاء الذي تكوّن من الكامبيوم (c). أقطاب الخشب الأولي الأصلي (الأسهم) لا زالت متميزة. خشب محيطي لهذا هو ثانوي. منشأ البشرة (pe) موجود عند الخارج، القشرة والبشرة تنسلخ 100 x.

الأنسجة تترتب قطرياً مع خلايا الكامبيوم الفليني، كما في الساق (انظر فصل 4). وغالباً ما تنسلخ الأنسجة الموجودة خارج الفلين.

لماذا تصبح خلايا الكامبيوم الأول الباقي في الجذر النامي نشطة وتعمل كنسيج مرستيمي نشط، والكامبيوم الوعائي، يعطي الخشب الثانوي واللحاء الثانوي، يعتبر سؤالاً مهماً. فمن المعروف، في سوق نباتات المنطقة الشمالية المعتدلة، يصبح

الكامبيوم نشطاً في وقت نمو البرعم في الربيع، يحفز بواسطة الانتقال القاعدي للاكسين الذي تنتجه البراعم النامية (انظر فصل 4). وحتى الآن، نجد أن القليل معروف عن العوامل المسببة لتحفيز نشاط الكامبيوم في الجذور، إلا أن Garner وAllard¹⁹⁷ أوضحوا أن التغليف الثانوي يعتمد على طول النهار، وفي عام 1963، توسع Torrey في دراساته التجريبية باستعمال جذور البازلاء المقطوعة بتحفيز، بدراسة العوامل التي تتحكم في نمو الكامبيوم الوعائي والأنسجة الوعائية الثانوية. ولقد وجد أن بدءاً القمم، أي، القمم المقطوعة من بادرات الجذور، استطالت كثيراً عندما تنمو في الوسط المغذى للكنترول، ولكن لا تكون كامبيوماً. وفي وسط الكنترول المضاف إليه أ ح خ نجد أن الاستطالة تثبط، وتصل في بعض الأحيان إلى 90%، وتتكون الجذور الجانبية وكذلك الكامبيوم الوعائي في الأجزاء القاعدية للجذر. إن «القمم المنقولة أولاً»، أي القمم المقطوعة من جذور المزرعة ثم تنقل إلى وسط غذائي جديد، نجدها لا تكون كامبيوماً حتى في وجود أ ح خ. واستنتج Torrey أن «قمم البداءة»، عندما تنبى بالأكسين، تكون غنية بالمواد الضرورية لابتداء الكامبيوم الوعائي، ولكن هذه المادة أو المواد استعملت أو خففت في القمم التي زرعت في وسط الكنترول لمدة أسبوع. ولقد استنتج أنه في بدءاً القمم لا يتكون الكامبيوم استجابة إلى التحفيز الهرموني الذي يتحرك قمياً، أي ناحية قمة الجذر، لفترة من الزمن.

ولقد حاول Torrey في سلسلة من التجارب⁵²⁰ إمداد «القمم المنقولة أولاً» بمواد مختلفة من قاعدة قمة الجذر المقطوعة، في محاولة لتحفيز الظروف في البادرات، حيث استمرت الجذور في استلام المواد من الفلقات والأجزاء الهوائية الأخرى للنبات. واستخدمت تقنية معينة لإمداد قمم الجذر النامية واحد خلال القاعدة، موجودة في أنبوبة صغيرة، وأخرى خلال أسطح الامتصاص للجذر، توجد في طبق بتري (شكل 21-2). وجد أن الإمداد بالسكر + أ ح خ خلال السطح القاعدي يؤدي إلى تكوين



(شكل 21-2) طريقة تزويد مزرعة قمم الجذر بوسط واحد في طبق بتري وآخر، أضيف إليه خلال الطرف القاعدي للجذر، في قارورة.

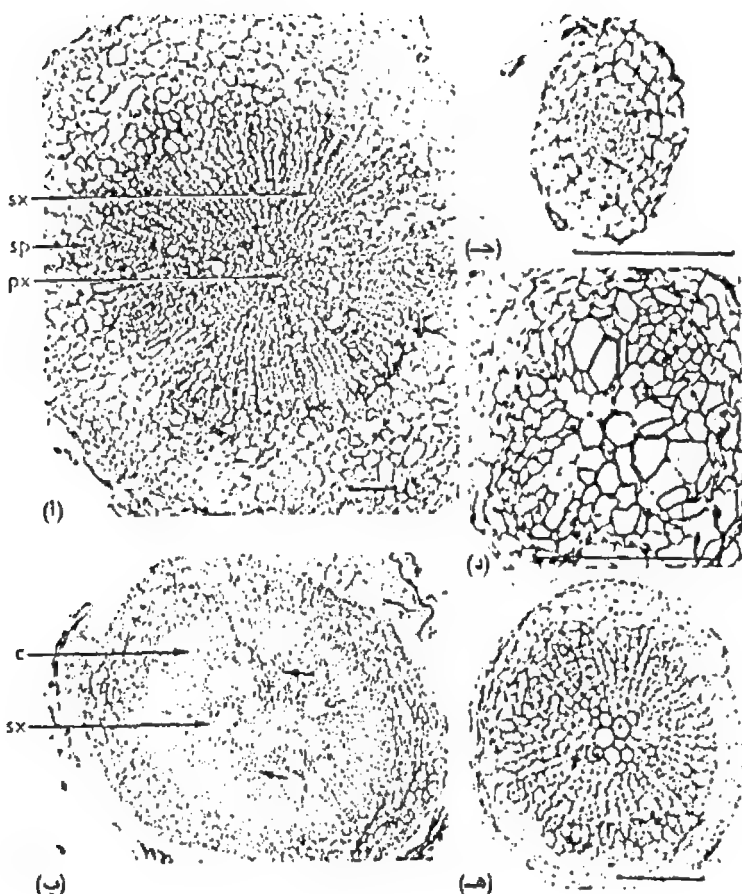
(From Torrey, ⁵²⁰, Fig.4, p.300).

الكامبيوم الوعائي عند قاعدة الجذر وتمايزه القمي داخل الجذر النامي. والظروف المتوافرة ناجحة لاستطالة الجذر حتى أن تمايز الكامبيوم يصل إلى 8% سكروز + 1 ح خ (عند تركيز 10⁻⁵ مول) + خليط من العوامل الاضافية، في الوسط المغذي المعدني يضاف من خلال قاعدة الجذر. و 4% سكروز في وسط طبق بتري. إن العوامل الضرورية لتنشئة الكامبيوم في جذور البازلاء، تشترط توافر الأكسجين (1 ح خ) خلال القاعدة. وتحت الظروف الطبيعية، ويعتقد أن هذا يتم إمداده خلال الأجزاء الهوائية للنبات.

وفي التجارب اللاحقة باستعمال جذور الفجل المقطوعة،³³⁵ اتضح أن جذور النقل الأولى التي قد مدت بالأكسجين والسكروز خلال قاعدة الجذر لم تكون كامبيوماً، أو قد يتكون بكميات محدودة جداً. وفي هذه الجذور، نجد أن العوامل الأخرى ضرورية لتحفيز الكامبيوم. وقد تبين له أنه بوجود السكروز فإن الأكسجين والسييتوكينين ضروريان لكي يتم التأثير على تحفيز الكامبيوم (شكل 2-22). والسييتوكينينات المختلفة فعالة، وتشمل 6 - بنزيل أمينوبيورين والكينتين نفسه.⁵²² وكمية التغليظ الثانوي تحفز كثيراً بواسطة مينوسيتول myoinositol (شكل 2-22).

وتشير هذه التجارب إلى أن المواد التي تؤثر على النمو، إما أكسجين وحده أو الأكسجين مع السييتوكينين، يمكن أن يحفزاً تكوين الكامبيوم في الجذور المقطوعة، ولكن فقط عندما يتم تزويدها بذلك تنتقل قمياً في الجذر. وفي كل النبات، المصدر المحتمل لهذه المواد - على الأقل الأكسجين - هو الأجزاء الهوائية. والتجارب التالية على جذور البازلاء تؤيد هذا الافتراض. حيث قطعت قطع من الجذر أو الغصن من بادرات البازلاء 3 أو 5 أيام بعد الإنبات، وقطعت شرائح رقيقة يومياً لتعطي سطحاً مقطوعاً جديداً وأضيفت عجينة اللانولين التي تحتوي على 1 ح خ إلى الاسطح المقطوعة. ثم أخذت قطاعات متتالية 2 ملليمتر تحت أدراج الفلقات، وأجريت عملية عد للخلايا الموجودة في منطقة الكامبيوم بعد قطع قمة الغصن¹⁴². وهكذا، فمن الواضح أن قمة الغصن قد حفزت تكوين الكامبيوم في الجذر، وهذا يرجع إلى حركة الأكسجين إلى أسفل في الجذر، حيث إن إضافة 1 ح خ يمكن أن تعوض (أو تقوم مقام) قمة الغصن المقطوعة.

وتؤكد هذه التجارب على أهمية التفاعلات الفسيولوجية المتعددة بين أجزاء كل النبات. وفي الجزء المحصور يجب دراسة تركيب العضو الخاص دائماً، من ناحية علاقته مع النبات ككل والظروف البيئية التي ينمو تحتها النبات. حيث إن الكثير من الأمثلة تثبت أن ظروف النمو غالباً ما تؤثر على التركيب.



(شكل 22-2) التحفيز التجريبي للكامبيوم الوعائي في جذر الفجل، (أ) قطاع عرضي للجذر أضيف إليه وسط كامل (وسط Bonner المحور (قاعدتي) + B% سكرز + 10^{-5} مول 1 ح غ + 5×10^{-6} مول بنزيل أدنين + 5×10^{-4} مول مينيوسيتول)، ثبت بعد 34 يوماً في المزرعة. خشب ثانوي وفير. (sx) وتكوين بعض اللحاء الثانوي (sp). الخشب الابتدائي. $60 \times$. (ب) قطاع عرضي للجذر النامي لعشرة أيام في حجرة النمو وضوء اصطناعي تحت 16 ساعة دورة ضوئية. تكوين منطقة الكامبيوم (ج) من عدة طبقات وكمية هائلة من الخشب الثانوي (sx). أقطاب الخشب الأولى معلمة بأسهم. $60 \times$. (د) قطاع عرضي للجذر زود بقارورة من الوسط الذي لا يحتوي على عوامل نمو. ثبت بعد 31 يوماً من وجوده في المزرعة. لا يوجد كامبيوم أو أنسجة ثانوية. أقطاب الخشب الأولى معلمة. $230 \times$. (هـ) قطاع عرضي للجذر أضيف إلى قاعدته وسطا + سكرز + بنزيل أدنين + مينيوسيتول، ولكن يفتقر إلى 1 ح غ. وثبت بعد 29 يوماً من وجوده في المزرعة. تتكون كمية محدودة من الخشب الثانوي. $265 \times$. (هـ) قطاع عرضي للجذر أضيف إلى قاعدته وسطا + سكرز + 1 ح غ + بنزيل أدنين ولكن يفتقر إلى المينيوسيتول، ثبت بعد 34 يوماً من المزرعة. يتكون نسيج ثانوي قليل، والجذر صغير القطر (أ). $120 \times$ تشير الخطوط إلى 100 ميكرون.

(From Torrey and Loomis ⁵²² Figs. 1-3 and 12, pp.1100 and 1104, and Torrey and Loomis, ^{522a}, Fig.2, p.404).

التركيب الثانوي الشاذ (Anomalous Secondary Structure)

وفي بعض الجذور، يتبع النمو الثانوي مناهج مختلفة عن ظروف النمو العادي التي درست، أي، النوع الموجود الأكثر شيوعاً. وفي الكثير من جذور التخزين، مثل الجزر، نادراً ما توجد كمية كبيرة من البرنشيمية في اللحاء والخشب، ولكن في النمو الثانوي يعتبر عادياً. وفي جذر الشمندر أو البنجر يتكون الكامبيوم الإضافي من البريسكيل واللحاء خارج الاسطوانة الوعائية العادية. وينتظم هذا الكامبيوم مركزياً، وكل واحد ينتج بعض اللحاء إلى الخارج والخشب إلى الداخل في الجذر؛ وتوجد أيضاً كمية وفيرة من برنشيمية التخزين. وهذه الحلقات المركزية للكامبيوم والأنسجة الوعائية الثانوية يمكن رؤيتها بوضوح في قطاعات البنجر، أو بنجر السكر حيث تكون رؤيته أقل بوجود الانتوسيانين. وفي جذور البطاطا الحلوة يوجد الكامبيوم في حالة عادية ولكن، بالإضافة إلى ذلك، يتكون كامبيوم مساعد أو إضافي حول عناصر القصية²⁴⁴. وهذا يكون بعض عناصر الخشب ناحية الداخل، أي ناحية المجموعات المعزولة لعناصر القصية نفسها، وبعض من اللحاء في الجانب الخارجي. ومن المؤكد أن العوامل الفسيولوجية في تكوين الكامبيوم في هذه الأنواع التي بها تركيب ثانوي شاذ - من الواضح أنها تحت تأثير التحكم الوراثي - يجب أن تكون معقدة، وهناك الكثير من الدراسات التي يجب إجراؤها في هذا الحقل.

الساق: النمو الابتدائي (The Stem: Primary Growth)

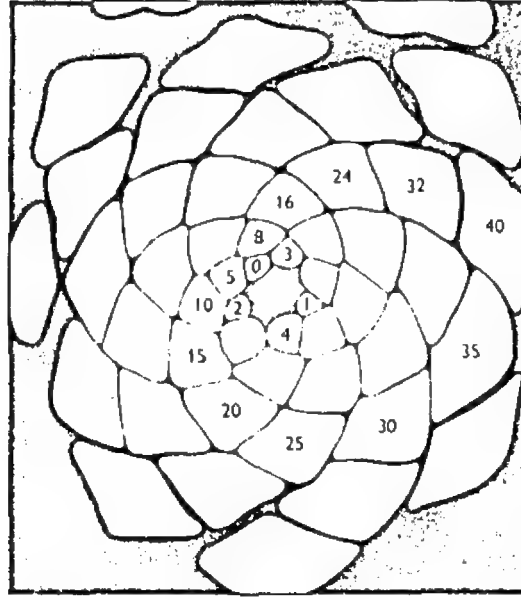
تتكون الأجزاء الهوائية للنباتات الوعائية من محور الساق، الذي يحمل الأعضاء الجانبية. والساق غالباً ما يكون قائماً أو عمودياً تقريباً ولكن ربما يكون مستلقياً، أفقياً، أو *plagiotropic*. وإثناء الطور الخصري تحمل الأعضاء الجانبية نوعين من الأعضاء: الأوراق، التي تتميز بفترة محدودة أو نمو محدد، وغالباً ما تكون بطنا ظهريّة التماثل ومع ذلك هي مختلفة في الشكل، والبراعم، التي تتميز بالقدرة غير المحدودة أو نمو غير محدد، وفي الغالب نجد أن البراعم قطرية التماثل. والساق مع الأوراق يكونان في مجموعهما الغصن؛ والعلاقة بين الأوراق والساق قريبة جداً وفصل الغصن إلى أجزاء هو عملية اصطناعية إلى حد ما. وهذا التوزيع سوف، يعمل هنا، وإن دراسة الأوراق ستؤجل حتى فصل 5. وفي النقاش اللاحق، يجب الأخذ في الاعتبار أن التعليق ربما يكون في بعض الأحيان متعلقاً بالغصن الورق بدلاً من الساق نفسه. والامكنة الموجودة في الساق التي تتكون فيها الأوراق تسمى العقد، والأجزاء التي لا تتخللها أوراق في الساق تسمى سلمييات. وتوجد البراعم غالباً في محور الأوراق، ومن الشائع أنه يوجد برعم واحد في كل محور ورقة، ومع ذلك يوجد عدد من الترتيبات الأخرى أيضاً.

وإثناء طور الانتاج من النمو، تولد الأزهار أو النورات أو الشمراخ الزهري *inflorescences* إما جانبياً أو طرفياً على الساق، أو في كلا الحالتين وفي أي حالة تشغل في الغالب الامكنة الإبطية، ويحدث هذا النمو إما من مرستيمات البراعم الجانبية أو من البرعم الطرفي نفسه. وفي هذه الحالة ينتهي النمو المحوري ويمكن أن يستمر فقط بواسطة البرعم الجانبي، معطياً نظام الغصن الكاذب المحور

Sumpodial. وحيثما يستمر نمو البرعم الخضري الطرفي لعدة سنوات، يطلق على المجموع الغصني صادق المحور monopodial؛ وفي مثل هذه الأنواع النباتية نجد أن الأزهار تشغل الأمكنة الجانبية.

ويتم نمو الساق بواسطة عدد من المرستيمات. وأهم هذه المرستيمات في الغصن المرستيم القمي opical meristem، منطقة النمو للبرعم الطرفي. وفي حالة الجذر، تشتق كل الأنسجة الابتدائية في الساق من هذا المرستيم. ويختلف عن مرستيم قمة الجذر، الذي يعطي الأعضاء الجانبية، مكوناً منشأ الورقة، وفي معظم الحالات، في منشأ البراعم الجانبية. تنمو الأزهار الطرفية أو الشمراخ من المرستيم القمي، التي تمر بتغيرات فسيولوجية وتركيبية عميقة في بداية الطور الانتاجي (انظر فصل 6).

يتكون منشأ الورقة في المرستيم القمي في خطوات منتظمة ونمط أو ترتيب وركي، في الغالب تتميز به الأنواع النباتية. والزمن الفاصل بين تكوين منشأ الورقة والورقة اللاحقة يعرف بـ plastochrome. ويمكن التعرف على أنظمة متعددة من التوزيع الورقي phyllotaxis؛ والأنواع البسيطة ربما تتلخص هنا. والنوع الشائع للتنظيم الورقي ربما يكون التوزيع الورقي المتبادل أو الحلزوني Spiral، حيث توجد ورقة واحدة عند كل عقدة وتتخذ كل واحدة من الأوراق المتتالية وضعا معينا على محيط الساق بحيث لو وصلنا بين قواعد الأوراق لحصلنا على خط حلزوني. ويفصل منشأ الورقة المتعاقب بخط مماس بواسطة زاوية منفرجة؛ في الأنظمة الحلزونية المتتالية لفيبوناتشي Fibonacci، وهذه الزاوية تصل بما يسمى بزاوية متتالية فيبوناتشي Fibonacci angle، حوالي 137.5 درجة. وإذا كانت السلمييات صغيرة، فيمكن التعرف على حلزونين في الغالب يمران حول الساق في اتجاهات متقابلة، موصلة بعض الأوراق. وحتى إذا كان هذا الحلزون Parastichies، لا يمكن رؤيته بسهولة على الساق الناضجة، وأكثرها وضوحاً Contact Parstichies، ففي الغالب يمكن التعرف عليها في القطاعات العرضية لقمة الغصن. (شكل 3-1). وفي غالبية الأنواع النباتية (ومع ذلك ليس في السرخسيات والقليل من مغطاة البذور) نجد أن الأوراق على طول الحلزون، أو Parastichies، وعلى اتصال عند قواعدهما، وبذلك يطلق عليها Contact parastichies. وأرقام الاتصال parastichies في اتجاهين دائماً اصطلاحين متعاقبين من سلاسل فيبوناتشي، السلسلة الرياضية والتي فيها كل مصطلح عبارة عن مجموع المصطلحين السابقين. وسلاسل فيبوناتشي الأكثر شيوعاً هي 0، 1، 1، 2، 3، 8، 13، 21، 34، 35، ... الخ. ويمكن وصف أنظمة التوزيع الحلزوني بواسطة أعداد المجموعتين المهمتين للاتصال parastichies، الموجودة في parantheses ومع العلاقة + في الوسط، أي (3+2) و (5+3)، الخ. استعملت هذه



(شكل 3-1) قطاع عرضي في قمة غصن ببادرات الصنوبر الفتية الاتصالات الطفيلية (5+8). منشأ الورقة عبر إحدى الاتصالات الطفيلية كل مجموعة رقت، بداية من المنشأ 0.

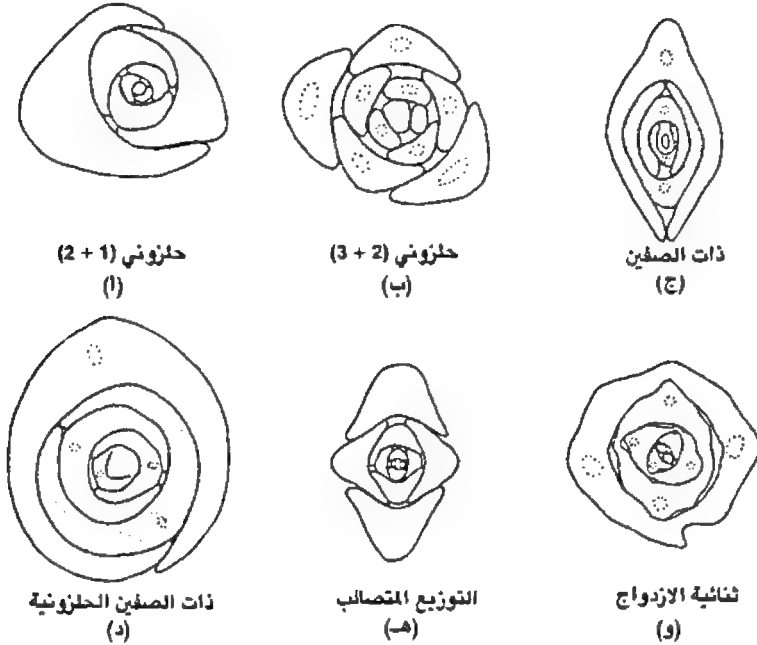
(adapted from Snow, ⁴⁸³ b Fig.6. p.192, after Diurch. 84 a)

الطريقة بواسطة church.⁸⁴ ويمكن تعريف الأنظمة المتعددة من التوزيع الحلزوني مع خواص مختلفة بهذه الطريقة. كلما كانت أرقام الاتصال parastichies عالية، مثلاً (55+89)، النظام الذي يمكن أن يوجد في الزهرة الهامية لعباد الشمس، كلما كانت زاوية الانفراج قريبة من زاوية فيبوناتشي. وهذه نتيجة للعلاقات الرياضية الدقيقة التي تملك حقيقة أنظمة التوزيع الورقي. والاتصال parastichies على شمراح نبات الأديبون الفتى موضح في شكل 4-6.

والأنظمة الأخرى للتوزيع الورقي الذي تتكون فيه ورقة واحدة على كل عقدة ذات صفين distichous، وتتكون التالية بزاوية تصل 180 درجة عن بعضها، و Spirodistichous، والذي نجد فيه أن الزاوية تصل إلى أقل من 180 درجة. وفي التوزيع المتصالب decussate توجد ورقتان متقابلتان على كل عقدة، والأنواع المتلاحقة لمنشأ الورقة تكون بزاوية تصل 90 درجة؛ وفي الأنظمة الثنائية الازدواج bijugate يوجد أثناء منشأ الأوراق عند كل عقدة، ولكن كل زوج مفصول بزاوية تصل إلى حوالي نصف زاوية فيبوناتشي أو 68-75 درجة. وعندما تتكون أكثر من

ورقتين على كل عقدة يقال عن التوزيع سواروي worlded. وهذا الاستطراد على أنظمة التوزيع الورقي، وبعض الأمثلة موضحة في شكل 2-3، يعيد الاتصال بالموضوع، حيث إن النظام الوعائي للساق يتكون أساساً من مسارات الورقة Lealtraces، وبالتالي نجد أن ترتيبات الأوراق لها علاقة مباشرة بتنظيم النسيج الوعائي في الساق.

وتأتي استطالة الساق بواسطة نشاط المنطقة تحت القمية، أو في بعض الحالات بواسطة المرستيم البيني Inter calary meristem الحقيقي، أي منطقة مرستيمية بين منطقتين من الأنسجة الأكثر تمايزاً. ومثل هذه المرستيمات في الغالب عبارة عن مناطق واسعة. وتأتي الزيادة في حجم الساق، في نباتات ذوات الفلقتين وعاريات البذور، بواسطة نشاط المرستيمين الجانبيين، الكامبيوم الوعائي والكامبيوم الفليني،



(شكل 2-3) بعض الأمثلة للأنواع المختلفة للتوزيع الورقي، كما ترى في القطاع العرضي لقمة الفصن.
 (أ) Bellis، (ب) ياسمين، (ج) Bupleurum P.، (د) Rheo discolor، (هـ) Suring a v.، (و) Dipsacus s. في (أ)، (د) و (و) كل ورقة ثانية رسمت بوضوح.

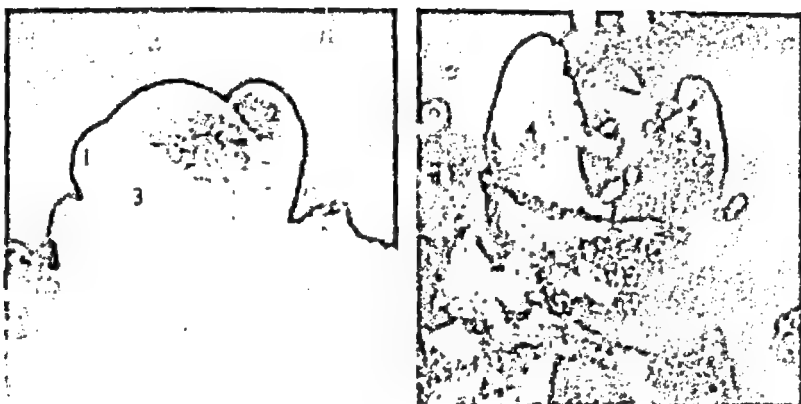
(After Wardlaw, ⁵⁶⁰ Fig.43, p.1029. (a), (b), (c) and (e) originally after Van Herson ⁵³⁴ a (d) originally after Snow, ⁴⁷⁹ a; (f) originally after Snow. ⁴⁸³ a)

الذين يعطيان على الترتيب الأنسجة الوعائية الثانوية والبريدرم. وفي نباتات الفلقة الواحدة، يوجد مرستيم يعرف بمرستيم التغليظ الابتدائي Primary thickening meristem في الأنسجة الموجودة تحت المرستيم القمي. وفي البداية انقسام خلاياه يزيد من قطر الساق، ولكن يشترك فيما بعد في الاستطالة أساساً. وهذه المرستيمات المختلفة التي تساهم في نمو الساق ستناقش فيما بعد بشيء من التفصيل؛ وسيدرس النمو الثانوي في فصل 4.

المرستيم القمي (Apical Meristem)

يرسخ المرستيم القمي للغصن في الجنين التام، وربما يمر بالتالي بتغيرات كبيرة في الحجم والشكل ومعدل النمو. وهذه التغيرات ربما تحدث خلال التطور العرقي للنبات، ولكنها أكثر وضوحاً عند الانتقال إلى طور الانتاج من النمو. وخلال تطورات، من الاطوار الجنينية فما فوق، نجد أن مرستيم الغصن حيوي، وديناميكي، كثير التغير، لنظام النمو. وعقلياً يجب تخيل حالته الحية إلى حد ما كما يرى في القطاعات، إن التجارب العديدة هي التي توضح التنظيم الساكن للخلايا، التي يستخدم فيها إما العزل الجراحي الدقيق للمرستيم القمي من الأنسجة المجاورة، أو القطع الكلي وتنميته في المزرعة المعقمة، وقد اتضح أنها تتمتع بدرجة كبيرة من الاستقلال بالنسبة إلى بقية الغصن، ما دامت تزود بالمغذيات المناسبة (انظر ¹²⁵ cutter).

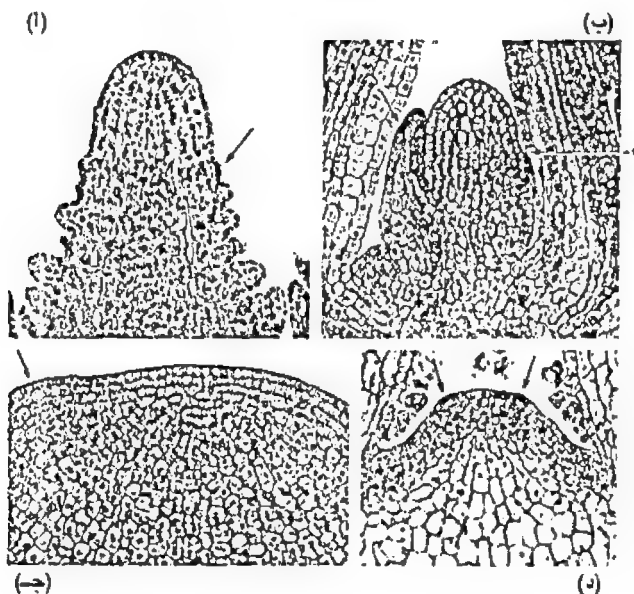
والمرستيم القمي، الذي يعرف في الغالب بأنه منطقة قمة الغصن الموجودة (الابعد الى) في منشأ الورقة الفتية، يتفاوت كثيراً في الحجم والشكل في الأنواع المختلفة، حتى في نفس الأنواع، أو نفس النبات، في المراحل المختلفة للنمو. وغالباً ما يكون قطري التماثل ولكن في بعض النباتات يكون ثنائي التماثل ⁵⁵². وربما يكون المرستيم القمي الجسم المكافئ الدوراني، وربما يكون منبسطة أو حتى مقعراً قليلاً، ومتفاوتة القبة، مخروطية أو حتى مستطيلة كما في النجيليات العشبية وعدد من النباتات المائية أنواع النباتات الحية، كما ترى في المشهد الجانبي، موضحة في شكل 3-3. وقرب منشأ الورقة من القمة أو مركز المرستيم الطرقي، والحجم النسبي للقمة ومنشأ الورقة التي تبعتها، أيضاً تتفاوت كثيراً (شكل 3-4) وعرض القمم عند مستوى منشأ الورقة الفتية ربما يتفاوت في الأنواع المختلفة، بين حوالى 40 مليميكرون (الليلج) و 3300 مليميكرون السيكاس (Cucas) ⁹⁶. وفي العموم، نجد أن نباتات السيكاس والصبار وبعض السرخسيات لها قمم غصن كبيرة.



(ا)

(ب)

(شكل 3-3) منظر جانبي لقمم الفصن الخضرية الحية. (ا) قمة ابوخنجر. قبة القمة في المركز، مع المنشأ 1 و 2 و 3 (رقت بالنسبة إلى العمر) منتظمة حلزونياً حولها. قاعدة المنشأ 3 باقية. 90 x (ب) قمة الترمس. المنشأ 3 و 4 لها منشأ الوريقة. القبة القمية في المركز. انظر أيضاً شكل 1.5 قمة أخرى اخذت بزاوية مختلفة 75 x.



(ا)

(ب)

(ج)

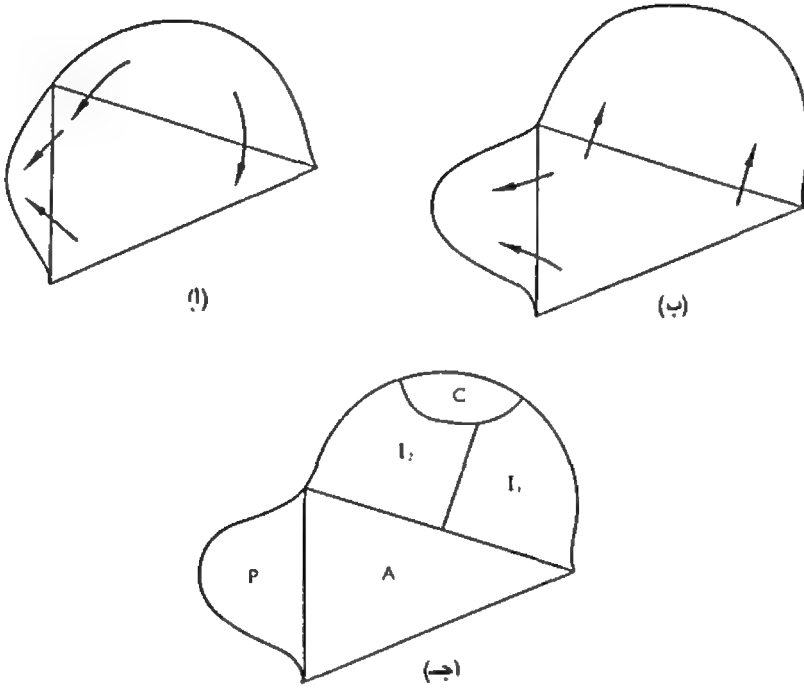
(د)

(شكل 4-3) قطاع عرضي لقمم الفصن، توضح الاختلاف في الحجم والشكل وقرب الورقة من المنشأ، والحجم النسبي لقمة الفصن ومنشأ الورقة. منشأ الورقة الأصفر في خط القاع موضح بالسهم. Hippuris (ا). V. والتوزيع الورقي السواري (ب) الذرة، ذات صفين، s - غمد الورقة الأصفر. (ج) Nuphor، حلزونية، (د) البريلا، متصالية. كلها 60x.

وفي النوع النباتي الواحد، ربما يلاحظ زيادة في القطر تصل إلى حوالى 7 مرات أثناء تطور الفرد. والزيادة في حجم المرستيم القمي في الذرة، أثناء تطور الفرد، ناتجة عن الزيادة في أعداد الخلية بدلاً من حجم الخلية^١.

وبالإضافة إلى التغيرات التي تأخذ مجراها في المرستيم القمي أثناء تطور الفرد، تحدث تغيرات دورية تنتمي إلى التكوين الدوري لمنشأ الورقة. وخاصة في الأنواع التي لها أكثر من ورقة واحدة على كل عقدة، ويمكن أن تحدث التغيرات في الحجم والشكل للمرستيم القمي في حالة وجود بلاستوكرون واحدة. على سبيل المثال، في النوع *Glechoman hederacea* من النباتات التي لها توزيع ورقي متصالب، نجد أن القمة تزداد من 20 مليميكرون إلى 260 C مليميكرون في الارتفاع، ومن 100 c إلى 300 c مليميكرون في العرض، أثناء البلاستوكرون فردية مزدوجة، أي الفترة المطلوبة لتكوين زوج من الأوراق⁶². وتتطابق أطوار المساحة الأقل والأكثر مع المراحل المبكرة والمتأخرة للبلاستوكرون، والتي يمكن التعرف عليها في بعض الأحيان. والتناسب النسبي لحجمها الذي يعطى، فيه المرستيم القمي أثناء البلاستوكروم يرجع إلى نظام التوزيع الورقي،⁴²³ وبالتشديد مرة أخرى عن كيفية الإعلان عن علاقة المكونات المختلفة للغصن. وفي النفل *Trifolium*¹³⁷ والعنكبوتية *Tradescantia*¹³⁸ كلاهما ذو صنفين من التوزيع الورقي، ويزداد حجم المرستيم القمي إلى أكثر من 3 مرات أثناء البلاستوكروم الفردية. وفي كثير من الأنواع النباتية، نجد أن الزيادة في الحجم أقل وضوحاً.

ومن المحتمل مراعاة أن قمة الغصن إلى حد ما متقلبة ومتغيرة الخلايا المرستيمية والتي تتكشف عنها مراكز النمو لمنشأ الورقة وتصبح محددة بمسافات منتظمة. وفي الدراسات الحديثة لقمة غصن البازلاء³³⁸، يتم الحصول على معدلات انقسام الخلية في المناطق المختلفة للقمة بقياس الزيادة في عدد أشكال الطور الاستوائي بإضافة عقار الكولشيسين، الذي يوقف الانقسام الفتيلي عند ذلك الطور. ومن الغريب، أننا نجد زيادة قليلة في انقسام الخلية المرافقة مع ابتداء الورقة، ومعدل الانقسام ثابت نسبياً خلال البلاستوكرون. ولقد تبين أن تلك الأوراق تستبدل (أو تزاح) من منطقة القمة إلى المنطقة الأخرى. والمناطق الاحتياطية المنتقاة موضحة في الشكل 3-5 ح. وفي الجزء الأول لخلايا البلاستوكرون أزيحت من القبة القمية إلى منشأ الورقة، عن طريق المحور (شكل 3-5 أ). وفي آخر البلاستوكروم تساهم خلايا المحور في القبة (شكل 3-5 ب). وهكذا نجد أن التغير الأساسي في هذه القمة أثناء البلاستوكرون هو التغير في اتجاه النمو، كما توضحه الإزاحة الخلوية، بدلاً من التغير المتمركز في معدلات انقسام الخلية. وفي طور معين أثناء ابتداء منشأ الورقة



(شكل 5-3) اتجاهات إحلال الخلية في قمة غصن البازلاء أثناء (أ) الطور المبكر و(ب) أطوار مناضرة للبلاستوكرون. (ج) المناطق التي فيها القمة تنقسم ثانية للتحليل. A، المحور؛ C، منطقة المركز؛ 1₁، منطقة منشأ الورقة اللاحقة (10 للنبات) سوف تتكون؛ 1₂، المنطقة المنشأ اللاحق ولكن تتكون واحدة فقط؛ P، منشأ الورقة.

(From Lyndon, ³³⁸ Fig.7, p.14.).

يوجد تغير في اتجاه المغازل النووية، معلنة التغير في الخط الرئيسي للنمو³³⁹، والآليات التي تتحكم في تغير اتجاهات هذا النمو غير معروفة إلى الآن.

وفي الكثير من النباتات المعمرة، ربما تحدث تغيرات فصلية في المرستيم القمي. وفي النباتات الخشبية، في الخصوص، تكون قمة الغصن برعماً طرفياً يصبح ساكناً (أي توقف النمو) عند بعض الفصول. وهذا مثال للنمو العرضي episodic growth. بينما الكثير من التغيرات الفسيولوجية يجب أن تستخدم، ويقع التغير التركيبي الرئيسي في نمو الأوراق الحشفية، أو Cataphylls، بدلاً من منشأ الورقة الخضراء. حيث إن المنشأ متشابه في الأطوار المبكرة للنمو¹⁸⁵، وتزامن التغيرات التركيبية للمرستيم القمي مع النمو العرضي يظهر أنه قليل جداً، على الرغم من أن كلاً من تكوين النمو وانبساطه ربما يتوقف، لكي يبدأ من الربيع اللاحق. ونجد أن درجة

الحرارة والضوء تؤثران على سكون البرعم؛ وتشير الدراسات الحديثة إلى احتمالية اشتراك بعض المواد الهرمونية. كما تشير التجارب أيضاً إلى أن تكون البرعم، أي التوقف عن نمو المرستيم القمي والمناطق الموجودة تحت القمة، ربما يُنظم بواسطة التوازن بين مثبط النمو المتكون في الأوراق والجبرلينات الداخلية¹⁵³.

وفي بعض الأنواع النباتية، لا يتكون السكون في البراعم أثناء الشتاء وتسقط كل القمة بعد بداية الظروف غير المناسبة. والمعلومات عن العوامل التي تتحكم في سقوط القمة قليلة. والعلامة الأولى في الغالب هي توقف النمو؛¹⁹⁶ ويتوقف الانقسام القليل تدريجياً في قمة الغصن ويفقد المظهر المرستيمي³⁶². وتتكون منطقة السقوط (انظر فصل 5) مزاملة لسقوط البرعم.

والأمثلة الأخرى للمرستيمات القمية للغصن الخضري التي تفقد قدرتها على النمو غير المحدود هي تلك المرستيمات، والبراعم الجانبية، التي تتطور غالباً كمحاليق،⁵²⁶ أو أشواك مثل، *ullex*⁴³ ونبات الجهنمية.²³⁴ وفي نبات الجهنمية نجد أن الأشواك ناتجة عن النمو الناقص للشمراخ الزهري. وفي تلك المرستيمات تفقد المرستيمات خواصها وتصبح برنشيمية أو قصيبات؛ ويصحب هذا كمية هائلة من نمو المرستيم في الطول. والمرستيمات أيضاً تصبح محددة التركيبات عندما تتحول إلى زهرة أو شمراخ زهري.

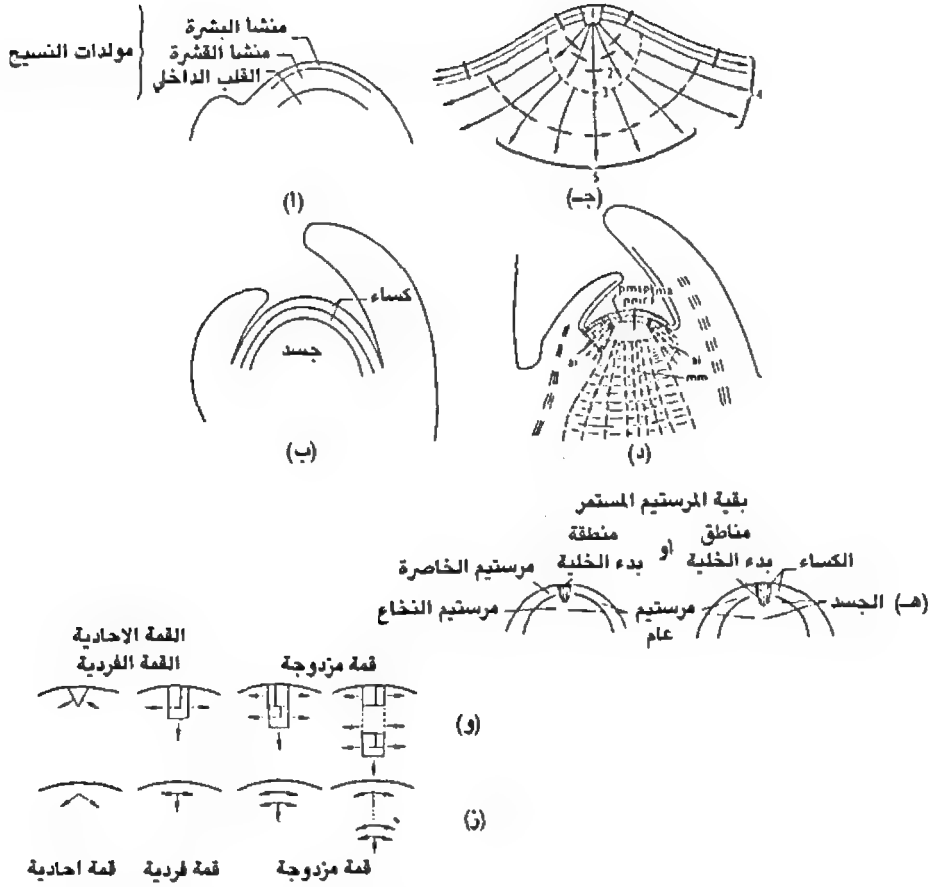
نظريات تنظيم القمة (Theories of Apical Organization)

يتكون المرستيم القمي للغصن من عدد متفاوت، ولكنه كبير، من الخلايا التي تنتظم، أو تترتب، بطرق متعددة. ومنذ ذلك الاكتشاف لأهمية قمة الغصن في 1759 بواسطة Kasper Friedrich Wolff وضعت نظريات متعددة لتنظيم القمة في محاولة لوصف وتفسير التركيب، وأحياناً أسلوب النمو للمرستيم القمي ومعظم هذه النظريات نوقشت بالتفصيل في الكتب المختلفة^{75 و 96 و 190 و 203 و 384} وتتلخص هذه النظريات في الآتي:

نظرية الخلية القمية (Apical cell theory): التي اقترحها Nägeli في 1844، وهي حصيلة اكتشاف وجود خلية قمية فردية رباعية الجوانب من قمة غصن غالبية النباتات اللازهرية الوعائية؛ ويعتقد وجود بداءة خلية فردية من هذا النوع في قمم النباتات الراقية، ولقد قادت هذه النظرية إلى بحث مكثف. ولما كان مستحيلاً وجود خلية قمية في كل النباتات الراقية، فإن هذه النظرية تحل محل نظرية مولدة النسيج

التي اقترحها Hanstein²⁴⁰ في 1868، التي سبق شرحها، بالإشارة إلى قمة الجذر، في الفصل اللاحق. ولقد درس Hanstein قمة الغصن في مغطاة البذور التي تشتمل على قلب مركزي من الطبقات غير المنتظمة التنظيم تغطي بعدد متفاوت من الطبقات التي تشبه المصطلي (أورف الموقد). بداءة فردية أو مجموعة من البداءات، تعطي لكل من هذه الطبقات؛ وتنظم البداءات في صفوف على قمة المرستيم. وتعتبر منشأ البشرة الطبقة الخارجية التي تغطي البشرة؛ ومنشأ القشرة الذي يتكون من بقية طبقات المصطلي وتكون القشرة؛ والقلب الداخلي أو منشأ الاسطوانة يعطي النسيج الوعائي والنخاع (شكل 3-6 أ)، ويقع ضعف هذه النظرية في محاولة Hanstein للتخلي عن المقاصد الخاصة لمشتقات مولدات النسيج؛¹⁹⁰ والمقاصد المستقبلية لا يمكن تحقيقها دائماً. ولهذه الأسباب، رفضت نظرية مولدة النسيج كتفسير مناسب لتنظيم القمة في الغصن. ولقد تحقق Hanstein من أهمية توزيع النمو داخل كل القمة، كوجهة نظر لا زالت تتفق مع الوقت الحاضر.

نظرية الجسد - الكساء (Tunica-Corpus Theory): تقدم Schmidt⁴⁵¹ في سنة 1924 بهذه النظرية على أساس دراسات أنواع النباتات عاريات البذور، وطبقت فقط على قمة الغصن وليس الجذر، على النقيض من النظريات السابقة. وقد اهتمت بخطوط انقسام الخلية في القمة؛ وإلى ذلك الحد، يمكن مقارنتها بنظرية الجسم - الغطاء لقمة الجذر. وطبقاً لهذه النظرية، تتكون قمة الغصن من منطقتين، الجسد والكساء (شكل 3-6 ب). ويتكون الكساء من طبقة محيطية واحدة أو أكثر من الخلايا التي يكون فيها الانقسام السائد أحديدياً، أي الجدر متعامدة على السطح، باستثناء ما يتعلق في تكوين منشأ الورقة أو البرعم. ويتكون الجسد من قلب مركزي من الخلايا تحدث فيها الانقسامات في كل الاتجاهات. وهذه النظرية وصفية ولا تحمل تطبيق المقصد المستقبلي للخلايا، ومع ذلك درست المنطقتان لتقيما علاقة متبادلة مع مناطق النمو. وهذه النظرية لا زالت تستشهد بوصف قمم الغصن، على الرغم من التفسير المتفاوت لهاتين المنطقتين. عرّف بعض البحاث الكساء بكل دقة ووضوح لتطبيق الطبقات التي تحدث فيها الانقسامات البريكلينية (أي الانقسامات التي يكون فيها الجدار موازياً لسطح القمة) كجزء من الجسد؛ ويعتقد بحاث آخرون أن كل الطبقات التي تشبه - المصطاف تتبع الكساء. وعلى أساس التعريف الأخير لعدد طبقات الكساء من القمة الواحدة يمكن أن تتفاوت من وقت إلى آخر. وهذا الوصف يؤكد على الحاجة للتعريف الدقيق للاصطلاح.



(شكل 3-6) رسم تخطيطي يوضح النظريات المختلفة لتنظيم القمة. (أ) نظرية Hansteins histogen. تشير إلى بداءات الهستوجن. (ب) نظرية الكساء - الجسد. خلايا في طبقة الكساء سوف تنقسم أحديديا. (ج) تمنطق سيتولوجية النسيجية في قمة الجنكو. منطقة 1، مجموعة بداءة القمة؛ منطقة 2، منطقة خلية الأم؛ منطقة 3، تمثل بواسطة الخطوط المتقطعة، تشير إلى الانتقال في النمو؛ منطقة 4 المنطقة المحيطية؛ منطقة 5، المرستيم الضلعي.

(From Gifford, 203 Fig. 1, p.478; after Foster (1939).)

(د) قمة الغصن cheiranthus قدمت طبقاً لمفهوم Buvat.

al, anneau initial; ma, maristème d'attente; mm, méristème médullaire; pmr, proméristème receptaculaire; prmsp, proméristème sporogène from Gifford, 203 Fig.5, p.488; after Buvat (1952).

(هـ) قمة أحادية، قمة فردية، قمة مزدوجة. توضيح كيفية تطابق المرستيم الباقي ومرستيم عام مع مفهوم التنظيم القمي. (و) و (ز) رسم تخطيطي يوضح الشكل الأدنى والنشاط الأدنى - على الترتيب، للأنواع الأساسية لبقايا المرستيمات المستمرة. وفي الرسم التخطيطي على اليمين للقمة المزدوجة الخطوط المتقطعة تشير إلى العدد غير المحدود من الطبقات والانقسام الأحديدي. (هـ) - (ز).

(From Newman, 378 Fig.5, p.192. published by permission of the Union Society of London).

باستثناء الأعضاء التناسلية، التي تتكون أنواعها النباتية من مناطق الجسد والكساء، فإن قمم غصن عاريات البذور لا تمتلك طبقة سطحية تنقسم احديدياً وهكذا لا يمكن تفسيرها بالنسبة إلى نظرية الجسد - الكساء. وبدراسة الجنكة *Ginkgo biloba*، وصف Foster¹⁸⁹ القمة بالنسبة لبعض المناطق التي تتفاعل اختياريًا إلى الصبغة ويعتقد أن لها علاقة ديناميكية مع عملية النمو في القمة. ووجد أن تحور هذا المخطط ينطبق على قمم عاريات البذور الأخرى، وبالطبع أيضاً بعض مغطاة البذور. والتخطيط العام الذي يوضح المناطق المختلفة موجود في شكل 3-6 ح. ولقد درس العديد من مناطق النموذات العلاقة المتبادلة على أنها تشتق من مجموعة سطحية من البدئات، مجموعة البداءة القمية apical Initial (1) group. وتشتق الخلايا التي تحت هذه المنطقة من مجموعة البداءة القمية، مكونة خلايا الأم المركزية (2). وفي الغالب تصطبغ الخلايا بكثافة قليلة، وهي نوعاً ما متحوصة، ويعتقد أنها تنقسم أقل تكراراً. ومشتقات الخلايا التي تتجمع في المركز تصبح نخاعاً، وتمر في الغالب خلال طور المرستيم الضلعي rib meristem (5)، وكلما تكونت مشتقات جانبية أكثر كلما تكونت منطقة محيطية peripheral zone كثيفة الصبغة (4).

والتفاوت الكثير في حدوث هذا المخطط العام بين معراة البذور وحتى أكثر مغطاة البذور. ولقد وضعت طريقة وصف قمة الغصن، ليس على خطوط انقسام الخلية، ولكن على حجم الخلية نوعاً ما والاختلافات السيتولوجية كما تنعكس في التفاعلات إلى الصبغة. وحدود المناطق المختلفة ليست حادة.²⁰³ وتوجد منطقة أخرى يمكن التعرف عليها أحياناً في أنواع النباتات لمغطاة البذور، موضوعة على خطوط الانقسام. وهذه المنطقة تشبه - الكامبيوم، هكذا تدعى من رصفها الموازي لجذر الخلية التي تمتد عبر الجزء السفلي لقبة القمة عندما ترى في القطاع الطولي.

وتشير دراسات كيميائية النسيج الحديثة لقمم الصنوبر إلى أن الخلايا في المناطق الأربع للنسيج الخلوي يمكن التعرف عليها في المرستيم القمي ليس مرفولوجياً فقط ولكن أيضاً مختلفة كيميائياً¹⁸². وأنماط المناطق التي من هذا النوع موضوع على الاختلافات الفسيولوجية الحقيقية بين مناطق تمرکز القمة. فليس مستغرباً أن التمنطق في القمة الخاصة ربما يتغير كثيراً أثناء تطور الكائن. هذا ما أوضحت دراسات على العفينة *chenopodium*²¹¹، والأسطر (أو النجمية) *Aster*³³² والقليل من النباتات الأخرى. وفي البادرات الفتية للعفينة توجد منطقة مركزية واضحة،

تتميز بالتركيز المنخفض لـ RNA و DNA، والهستون وإجمالي البروتين في خلاياه مقارنة بالخلايا الموجودة في المنطقة المحيطة. وتوزيع المناطق لهذه المواد يصبح أقل وضوحاً كلما تقدم النبات في العمر. وفي أنواع البازلاء، نجد أن كمية DNA و RNA والبروتين لكل خلية متساوية في كل مناطق القمة،³⁴⁰ مؤكدة التفاوت الذي يمكن أن يحدث بين الأنواع *anneau initial* و *meristeme d'attente*.

والتفسير الآخر لتركيب القمة هو الذي تم تأكيده على المناطق التي بنيت أساساً على نظرية *Plaute fol* للتوزيع الورقي. ولقد وضعت نظرية تنظيم القمة بواسطة Buvat⁷⁴ و⁷⁵ وأيدها، في الخصوص، الكثير من البحاا الفرنسيين والبلجيكيين. وتختلف عن التفسيرات الأخرى لتنظيم القمة والنمو أساساً في عزوها للدور الرئيسي لمولدة الفلين إلى المرستيم الجانبي وتحت القمي، *anneau initial* أو منشأ الحلقة. والخلايا المركزية للقمة، ومرستيم الانتظار *meristem d'attente* أو محور المنطقة *zone axiale*، يعتقد أنه لا يحتوي على وظيفة مولدة الفلين أثناء الطور الخضري من النمو. ويعتقد أن هذه الخلايا المركزية تصبح نشطة في تكوين الزهرة الطرفية أو قمة الشمراخ، حيثما وجدت. ولقد تكهن Buvat⁷⁴ بوجود أربع مناطق رئيسية في القمة الخضرية للفصن (شكل 3-6 د). وهذه يمكن أن ترتبط بالكساء والجسد كما يلي:

Anneau Initial	المرستيم الجانبي وتحت القمي	} الكساء
مرستيم الانتظار	المرستيم الأولي للتولد الجرثومي	
maristème d'attente	المرستيم الأولي التحتي	} الجسد
	مرستيم النخاع	

وتفسير تمنطق القمة موضوع على الملاحظات السيتولوجية المتعلقة بحجم الأنوية والنويات، ودرجة التحوصل وظهور الجسم السباحي *chondriome* وتوزيع RNA كما توضحه الصبغة الخصوصية، وعدد وتوزيع الانقسام الفتيلي في المرستيم القمي. والنظرية متضاربة أساساً بسبب رفضها للوظيفة أثناء النمو الخضري للخلايا الموجودة مركزياً والتي تعتبر في السابق كبداءات قمية. وحيث إن النظرية قدمت اقتراحها بمنح (أو تحويل) تلك القمم لكل الأنواع النباتية لا تطابق بصراحة مع النموذج الفردي، والانتقادات والتأييدات للنظرية قد اقتربت من تفكيرنا. ولقد نوقشت النظرية بتوسع.^{96، 123، 125، 203، 322، 555 و 560} ولقد بعث الكثير من

الدراسات التجريبية. والفرق الأساسي في الأفكار ربما يقع فيما إذا كانت الخلايا الطرفية المركزية تنقسم أثناء النمو الخضري أما فيما إذا كانت تقوم بوظيفة البداءات للغصن الخضري فليس هناك فرق.

وباستعمال تقنيات مختلفة مستخدمة الملاحظات المباشرة لقمم الغصن الحي، أوضح الكثير من البحا أن على الأقل سطح الخلايا الموجودة على قمة المرستيم القمي قد تنقسم، وكذلك تلك الخلايا الموجودة على الكشح^{29 و 377}. وبملاحظة العلامات الموجودة على مركز القمم النامية، استنتج Loiseau³³³ أن هناك توزيعاً غير متساو للانقسام الفتيلي في المناطق المختلفة للقمة. ولقد استعمل بحا آخرون تقنيات مختلفة وسجلوا نسبة منخفضة من الانقسام الفتيلي في المنطقة الأبعد مقارنة بالمنطقة الأقرب للقمة.^{41 و 272 و 322}. وفي الكثير من الدراسات التي من هذا النوع من المهم الحصول على معلومات ليس فقط على نسبة الانقسام الفتيلي ولكن أيضاً على مدة ومعدل الانقسام الفتيلي، حيث إن هذا يمكن أن يختلف في المناطق المختلفة. ودراسات تريتيوم التايميدين المتبوعة بالصور الإشعاعية الذاتية للنسخ histo auto radiography، متشابهة إلى حد ما مع تلك الدراسات التي أجريت على الجذور، وقد أوضحت أيضاً تركيب DNA وحدوث الانقسامات في منطقة مرستيم الانتظار، وهكذا نجد حدوث هذا بتكرار أقل^{67 و 95 و 206 و 324} أو قد لا يحدث مطلقاً.⁴⁹³ ويمكن التوصل في بعض الأحيان إلى تحفيز الانقسام الفتيلي بالمعاملة بحامض الجبرليك⁴¹؛ وفي بعض الأنواع النباتية نجد أن هذا متصلاً بتحفيز الإزهار (أو التزهير) (انظر فصل 6).

ولقد أوضحت التجارب المختلفة تحت بعض الظروف أن مرستيم الانتظار قادر على الانقسام بنشاط ويساهم في تكوين كل الغصن الخضري.^{27 و 123 و 332} وفي حالة المركز الهامد في الجذر، فهذا لا يعني بالضرورة أنه يعمل عادياً. وتشير الأدلة كلها إلى أن منطقة المركز الهامد في مرستيم قمة الغصن هي أقل قوة من تلك التي في المركز الهامد في الجذر (انظر فصل 2).

والتغيرات التي تحدث في قمة الغصن المتبوعة لتحفيز الإزهار نوقشت في فصل 6. وقد اقترح مؤخراً، أنه حتى في القمم التي بقيت خضرية لفترة من الزمن، نجد حدوث بعض التغيرات في الوظيفة والمظهر لمرستيم الانتظار ومنشأ الحلقة^{386 و 387}، وهذه تعتبر ممثلة للطور الوسيط Intermediate، بين الحالة الخضرية والمنتجة (أيضاً انظر فصل 6).

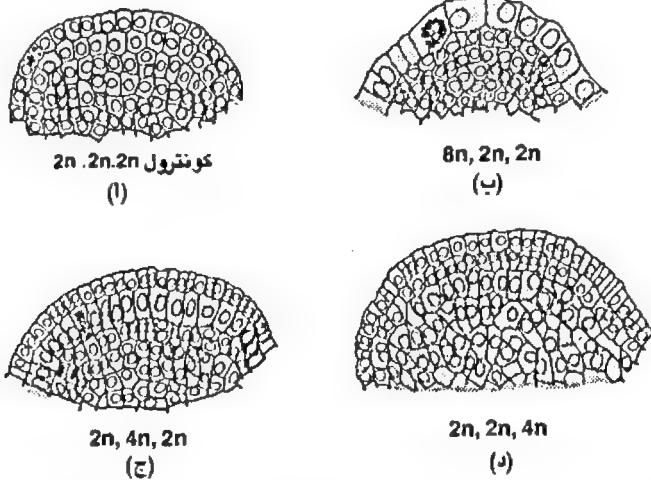
أنواع قمة الغصن الخضرية (Types Vegetative shoot apex)

وفي النقاش حول المرستيمات القمية ونظريات التحقق من تفسير وظائفها، أشار Newman³⁷⁸ أنه لا توجد خلايا لها بدايات ثابتة، ولكن لفترة من الزمن نجد سلسلة من الخلايا المرستيمية تعمل كبدايات، تكون بقية المرستيم المستمر Con-tinuing meristematic residue، لنواتج الانقسامات المتلاحقة. ونواتج هذه البدايات المؤقتة للخلايا تكون مرستيمياً عاماً «general meristem» ويمكن تصنيف القمم إلى ثلاثة أنواع عامة موضوعة على شكل بقية المرستيم المستمر طبقاً لـ Newman³⁷⁸. وهذه الأنواع موضحة في شكل 3-6 هـ - ز، هي أحادية ومفردة ومزدوجة.

وفي الأنواع الثلاثة كلها، نجد أن بقية المرستيم المركزي ربما تتكون من أكثر من خلية واحدة. وفي القمة الأحادية، التي تتميز بها السرخسيات، نجد أن بقية المرستيم المستمر هي في الطبقة السطحية فقط. وأي انقسام للخلية يساهم في النمو في الطول والعرض؛ فالملحوظ انقسام واحد للنمو الكلي. وفي القمة الفردية، الشائعة في عاريات البذور، نجد أن بقية المرستيم المستمر موازية جانبياً وتوجد فقط في الطبقة السطحية. ويحدث كلا الانقسامين البريكليني والاحديديابي؛ وهما ضروريان لحجم النمو، ولكن هذا مقصور على طبقة واحدة. وفي القمة المزدوجة - شائع في مغطاة البذور - نجد أن بقية المرستيم المستمر موازية جانبياً وتحدث في الطبقة السطحية وعلى الأقل طبقة واحدة لاحقة. ويحدث الانقسام الاحديديابي فقط باستثناء الطبقة الداخلية، حيث تنقسم الخلايا في خطين على الأقل، مساهمة في النمو في الطول والعرض. والأسلوبان المتناقضان للنمو موجودان في الطبقات المختلفة، كما أشير إليهما بواسطة الاصطلاح المزدوج. وهذا ربما يعطي الطريقة البسيطة المستنبطة لوصف القمم في كل مجاميع النباتات الوعائية، فيما إذا كانت تحتوي على نوع تنظيم الجسد - الكساء أم لا. والتصنيف السابق لقمم الغصن الخضرية إلى سبعة أنواع⁴⁰⁸ له أهمية محدودة حيث إن الاختلافات موجودة في النوع الواحد أثناء التطور العرقي، أو في القمة الفردية في المراحل المختلفة من البلاستوكرون، وربما تتجاوز الاختلافات بين الأنواع. وهكذا يمكن تصنيف نفس القمة كأنواع مختلفة في المراحل المختلفة من نموها. وهذا يعمل على تأكيد الاختلافات الكبيرة أثناء التطور العرقي، وصعوبة فرض أي تصنيف قاسٍ (أو صعب). والتصنيف البسيط إلى أحادي وفردى ومزدوج، موضوع على عملية النمو، التي ربما لا تتعرض إلى هذه الصعوبات.

دراسة تركيب الطفرات يمكن أن يكون مفيداً في شرح التحكم الوراثي لبعض العمليات، ودراسة الخرافات قد ساعد على إلقاء الضوء على المصدر الدقيق للانسجة المختلفة. وعلى الرغم من معرفتنا للعديد من الجينات الفردية للطفرات القرمزية للأنواع المختلفة، إلا أن القليل معروف عن تركيبها. وفي نبات الشبغة أوضحت الدراسات المقارنة عن وجود فروق في الحجم والشكل بين قمم الفصن للنباتات العادية والقرمزية، وهذا يرجع إلى الفروق في عدد الخلية³⁵. والفروق الجينية الفردية ربما لها تأثيرات تركيبية واضحة. والفروق في الصبغيات أقل خطورة. وتحفيز الكولشسين للقمم الرباعية الصبغيات للقول أكبر من النباتات الثنائية الصبغيات، وهذا يرجع إلى الفرق في قطر الخلية¹¹⁹، ولكن، خلافاً لذلك، لوحظ فرق قليل.

وفي بعض الأنواع، حفزت الخرافات البريكليني تجريبياً بواسطة فلويد الكولشستين. وفي مثل تلك النباتات، نجد أن الخلايا الموجودة في الطبقات المختلفة للقمم لها صبغيات مختلفة. على سبيل المثال، في الداثورة، قمم الطبقات الخارجية الثلاثة للخلايا على الترتيب لها أنوية عدد صبغياتها $2n$; $4n$; $2n$; $4n$; $2n$; $8n$ ، الخ. قد حفزت (شكل 7-3)⁴⁴⁷. وهذه تبقى ثابتة، مما يشير إلى أن طبقتي



(شكل 7-3) قمم البراعم الإبطية لنباتات الداثورة تنمو من البذرة المعاملة بالكولشسين. ثم الحصول على أنواع مختلفة من الخرافات البريكلينية، ومنها بينها الأمثلة الموضحة. الطبقات الثلاث الخارجية للمرسيم القمي تتفرق منفصلة، واحدة أو أكثر تصبح عديدة الصبغيات نتيجة للمعاملة. طبقات عديدة الصبغيات خفيفة.

(adapted from Satinec, Blakeslee and Avery, ⁴⁴⁷ table 1, p.902).

الكساء الاثنتين والطبقة الخارجية للجسد تعمل مستقلة عن بعضها. ومن المحتمل تتبع أنسجة المنشأ الجانبي للطبقات الخاصة في المرستيم القمي بالمستوى الصبغي⁴¹⁰. وفي بعض الاجناس، نجد أن الخرافات البريكلينية اقل استقراراً⁹⁰. والأدلة المتعلقة بوظيفة الكساء والجسد يمكن الحصول عليها تجريبياً بتحفير الخرافات.

التركيب الدقيق لمرستيم القمة

(Fine Structure of Apical Meristem)

أجريت إلى الآن دراسات قليلة على التركيب الدقيق لقمة الغصن الخضرية، ومع ذلك عملت بعض الملاحظات على حث أزهار القمم. وعموماً، يتكون المرستيم القمي للخلايا المرستيمية وبها عضيات عديدة؛ والبلاستيدات الأولية موجودة بدلاً من البلاستيدات الخضراء الكاملة النمو.⁶³ وحتى في الخلايا المرستيمية العالية نلاحظ حدوث بعض الفجوات العصارية، ولكنها صغيرة. وفي نبات *Glechoma*، نجد أن السيتوبلازم كثيف في خلايا الكساء بمقارنته بخلايا الجسد، ولكن يمكن ملاحظة فروق أخرى قليلة إما بين هذه الخلايا أو بين تلك الخلايا الموجودة في بداءة المنطقة المركزية ومرستيم الكشح⁶³. وفي الأنواع الأخرى، يمكن مشاهدة كثافة كبيرة من الصبغيات في خلايا مرستيم الكشح²⁰⁸. والأدلة الحاضرة، إلا أنها محدودة، توضح نسبياً الفروق الأقل أهمية في التركيب الدقيق للخلايا من المناطق المختلفة للمرستيم القمي، حتى في الأطوار المختلفة في التطور العرقي.

(Environmental Effects)

التأثيرات البيئية

تركيب المرستيم القمي للغصن ونموه يمكن أن يتأثر بواسطة العوامل البيئية المختلفة، وأكثرها تأثيراً الضوء أو فترة استلام والتأثيرات الواضحة، التي تأتي بواسطة طول النهار، أدت إلى حث الإزهار، وستناقش في الفصل 6. والتعرض إلى فترات التحفيز (أي تبادل فترات الضوء والظلام التي تحفز النبات على الإزهار) لفترة أقصر من التي يتطلبها تحفيز الإزهار ربما هي ناتجة عن التأثيرات المختلفة على النمو القمي وتشمل التكوين السريع للورقة. وفي بعض النباتات الخشبية، يمكن أن تتوقف تماماً استطالة الساق وتكوين الورقة في النهار القصير. والمعاملة في النهار الطويل ربما ينتج عنه استعادة النمو.

وفي بعض الأنواع، على الأقل، فإن حجم القمة، وتنظيم وتوزيع أشكال

الانقسامات داخل القمة تكون متشابهة فيما إذا كانت النباتات في الضوء أو ظلام كامل. ⁷³ و ⁵⁰⁹ وفي الأنواع الأخرى، زيادة الضوء تزيد من نمو القمة ²⁶³. وهذه أمثلة قليلة عن كيفية تأثير العوامل البيئية لتركيبة ووظيفة مرستيم قمة الغصن.

منشأ الأعضاء الجانبية (Original of Lateral Organs)

تكوين منشأ الورقة (Formation of leaf primordia)

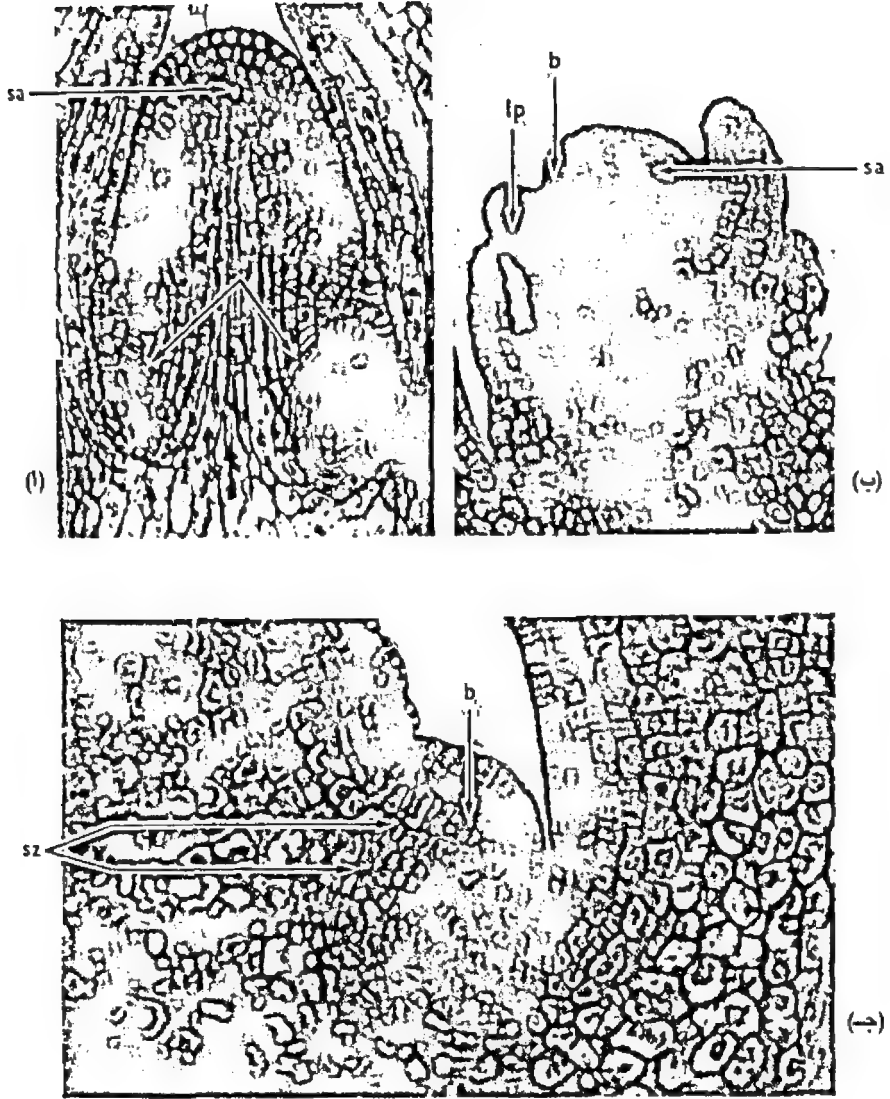
في معظم مغطاة البذور، يتكون منشأ الورقة بواسطة الانقسامات البريكلينية في الطبقة الثانية للخلايا في المرستيم القمي (شكل 3-5). وهذا يتبعه انقسام أكثر اتساعاً في الأنسجة المجاورة. وفي بعض ذوات الفلقة الواحدة ربما تأخذ الانقسامات البريكلينية مجراها في الطبقة السطحية للكساء. وتحدث بدءاً هذه الانقسامات في المناطق المتمركزة في القمة، وطبقاً لنظام التوزيع الورقي؛ في الأنواع التي يحدث فيها التوزيع الورقي متصالباً أو سوارياً باستمرار في أكثر من مركز واحد على قمة المرستيم. ثم ينمو منشأ الورقة عمودياً إلى أعلى وأخيراً يمتد جانبياً.

وحيث إن جزءاً من نسيج القمة المرستيمية يستعمل في تكوين منشأ الورقة، فالمرستيم سيكون في طور المساحة الأقل مباشرة بعد ابتداء منشأ الورقة ومساحة أكبر مباشرة قبل تكوين خنثى الورقة. وكما أشير، فإن الفرق في مساحة أو حجم المرستيم أكثر وضوحاً في الأنواع المتصالبة التوزيع الورقي، عندما يتكون اثنان من منشأ الورقة باستمرار في الامكنة المتقابلة على المرستيم (شكل 3-4 د).

تكوين الورقة ونموها نوقش بتوسع في فصل 5.

تكوين البراعم الجانبية (Formation of Lateral buds)

في معظم مغطاة البذور، يشغل منشأ البرعم الجانبي الامكنة العلوية والإبطية axillary لمنشأ الورقة. وتتكون في الغالب متأخرة قليلاً عن منشأ الورقة المقابلة، وعموماً عند تكون البلاستوكروم الثانية أو الثالثة. وتحدث الانقسامات الاحديدية في المناطق الأخرى للمرستيم القمي؛ وهذا يحد مرستيم البرعم عن بقية القمة، ويكون بما يسمى بمنطقة الصدفة Shell zone (شكل 3-8 أ و ج). والانقسامات البريكلينية تأخذ مجراها من الطبقة الثالثة للخلايا. والانقسامات في الخطوط المختلفة تتلو في مرستيم البرعم، ويصبح منتظماً ليكوّن المرستيم القمي الذي يشبه غصن الآباء وربما يبدأ ليعطي منشأ الورقة. وعموماً، نجد أن البراعم



(شكل 3-8) قطاع طولي لأقمم الفصن توضح بداية البراعم الابضية - كساء بطبقتين في قمة الفصن الرئيسية واضحة في (ا) و (ب). (a). *alternanthera philo*. منشأ البرعم الابضي الغير متساوي الحجم، محدد بمنطقة الصدفة الواضحة. (sz)، موجودة في محاور منشأ الزوج المتقابل للورقة $200 \times$. *Hydrocharis* (b). تداخل منشأ البرعم (ب) في ابط منشأ الورقة الفتية (lp) في أعلى قمة مرسّيم الفصن (s a). $200 \times$. *Acorus* (ج). برعم في ابط منشأ الورقة الأكبر، يمكن رؤية جزء منه على اليمين تشترك طبقات عديدة في بداية البراعم.

الإبطية لا تمر بالنمو الكثير إلى حين استكمال العمليات العادية للنمو وتصل مكاناً بعيداً قليلاً بمسافة عن قمة الآباء.

وفي بعض الأنواع نجد أن تكوين البرعم الجانبي لا يأخذ مجراه إلى فترة فيما بعد، عندما تكون الورقة المقابلة مسنة. مثل هذه البراعم تنمو إما بالتمايز للخلايا المتحوصة أصلاً، أي باستعادة النشاط المرستيمي في الخلايا المتميزة، في الغالب برنشيمية، أو من بعض الجيوب للنسيج المرستيمي الذي أصبح معزولاً عنه بواسطة التحوصل والتمايز للأنسجة المتداخلة، وبقيت ساكنة أو مثبطة إلى حين تحفيزها لتتطور إلى مرستيمات البرعم النامية بنشاط.

وربما يحدث تفاوت في النمط العام لتكوين البرعم الجانبي، أو ينشأ منشأ البرعم الإبطي في القمة المرستيمية العليا، أثناء البلاستوكروم الأولي للورقة المقابلة (شكل 8-3 ب). وهذا غير عادي، وربما لا توجد البراعم في محاور كل الأوراق على الغصن، ولكن ربما تحدث في مقطع أو في خطوات منتظمة. وفي بعض الأنواع المتقابلة الأوراق، نجد أن البرعمين الإبطيين الموجودين على العقدة ربما يكونان غير متساويي الحجم ولهما قدرات مختلفة على النمو اللاحق (شكل 8-3 أ).⁶¹ و¹²⁶ و⁴⁶⁶ وفي بعض الأنواع على سبيل المثال في الجولق أو الرثم *Ulex europoeus*، نجد أن البراعم الجانبية ربما تتطور إلى أشواك *Thorns*، حيث تمر بتغيرات تركيبية عميقة. وفي الرثم يزداد ارتفاع قمة البرعم بسرعة باستطالة المرستيم الضلع، ويتوقف منشأ الورقة والبرعم عن التكوين. والخلايا الأبعد من قمة الغصن تصبح قصصية، وتتلو التغيرات التركيبية الأخرى.⁴⁹ ومثل هذه الملاحظات تكشف عن شكله مهمة عن العوامل المستخدمة في التحكم في التطور العادي للمرستيم غير المحدد، وعن كيفية ممارسة تأثيرها. وفي التجارب الحديثة باستعمال الرثم، استطاع Millington و⁴⁴ Bieniek منع تطورها كأشواك، ومع هذا ربما يكون مختلفاً لعدة بلاستوكرونات. ويتضح أن التنظيم الهرموني المعقد يستخدم هذه المشكلة التي تستحق البحث.

وربما ينهض منشأ البرعم عرضياً من الأعضاء والأنسجة المختلفة للنبات، وفي الغالب بواسطة نقض التمايز *de-differentiation* للخلايا البرنشيمية. وتنشأ غالبية البراعم العرضية خارجياً، مثلما تعمل مرستيمات البرعم الإبطي، أي من الأنسجة السطحية. وفي بعض الأنواع النباتية ربما تنشأ البراعم العرضية داخلياً من الأنسجة الراسخة¹⁴⁹ و⁴¹⁵. والأسباب التي تحفز الخلايا الهامدة على الانقسام، وتصبح نشطة مرة أخرى بهذه الطريقة، وتسبب تنظيم الخلايا إلى مرستيم البرعم، هي عميقة جداً ولم تعرف بعد. والعوامل الهرمونية تستخدم بوضوح، ولكن من

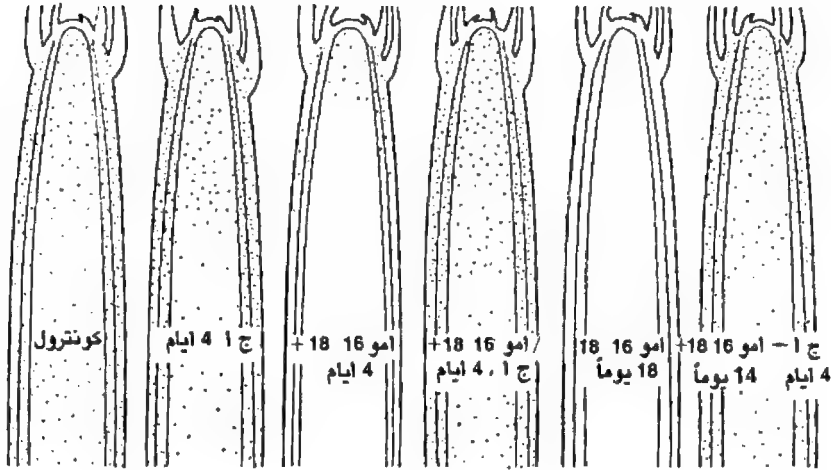
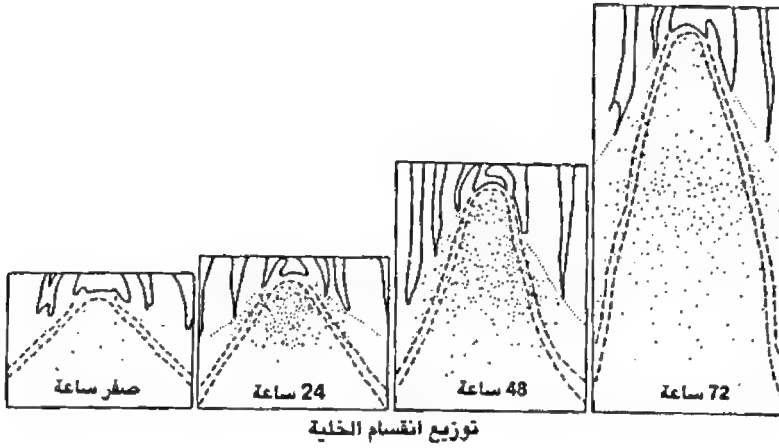
المؤكد أنها لا تعطي جواباً كاملاً. وفي حالة البراعم الإبطية، توجد أدلة جيدة عن تطابق التفاعل بين البرعم ووقتته المقابل؛ وتختلف هذه العلاقة في المراحل المختلفة للنمو. وفي الأطوار المبكرة من الملاحظ أن منشأ الورقة الفتية يحفز نمو برعمه الإبطي⁴⁸¹، ولكن الآلية المستخدمة غير مفهومة.

استطالة الساق (Stem Elongation)

بينما يعطي المرستيم القمي للغصن إلى الأعضاء الجانبية ومحل (أو موضع) تمايز الأنسجة الابتدائية، إلا أن نمو الساق في الطول يمكن نسبته أساساً إلى نشاط المنطقة تحت القمية Sub-apical region. ولقد اقترح حديثاً⁴³⁵ أن هذه المنطقة سوف تتحول إلى مرستيم استطالة الابتدائية Primary elongating meristem مفضلاً ذلك على الضلع rib أو مرستيم النخاع pith meristem. حيث إنه يشتمل على أكثر من نخاع في استطالة، وربما هذا الاصطلاح الجديد هو المفضل. وفي الغالب يُوجد انتقال تدريجي نوعاً ما من منطقة المرستيم القمي إلى المنطقة تحت - القمية، وبالتالي ربما من الخطأ اعتبار استطالة المرستيم الابتدائي حقيقة المرستيم الإضافي⁴³⁸. وفي الغالب تقع المرستيمات الإضافية بين الأنسجة الأكثر تمايزاً. أي مع الحدود الدقيقة مقارنة بما يوجد هنا.

يساهم كل من انقسام الخلية واستطالتها في نمو الساق في الطول، وفي الأنواع النباتية المُسوَّقة نحو حدوث انقسام الخلية واستطالتها في المنطقة تحت - القمية. وفي النباتات القرصية يوجد نشاط قليل في هذه المنطقة وحدوث القليل من استطالة الساق. ويمكن استطالة النباتات القرصية تجريبياً بإضافة حامض الجبرليك (شكل 9-3)⁴³⁷. هذه المادة تحفز الانقسام في المنطقة تحت - القمية للغصن، والأشكال المحفزة تتجه أساساً عرضياً وبذلك تؤدي إلى استطالة الساق. وفي الأنواع المُسوَّقة، مثل الأقحوان يحدث الانقسام عادياً في المنطقة تحت القمية؛ ومن المحتمل أن تكون الكمية الطبيعية للجبرلين الداخلي أعلى. ومعاملة مثل هذه الأنواع بإضافة حامض الجبرليك لها تأثير قليل أو قد لا يوجد لها تأثير، ولكن يمكن التقليل من الانقسام الفتيلي، وأن استطالة الساق تثبط كثيراً، بمعاملتها بمعوقات النمو⁴³⁹. ومعاملة النبات بالجبرلين يمكن التغلب على تأثيرات المثبط على انقسام الخلية أو الاستطالة (شكل 9-3 ب).

ولقد أشارت هذه التجارب إلى أن استطالة الساق تحدث عادياً في المنطقة تحت القمية، أو الاستطالة الابتدائية للمرستيم، وأن نشاط هذا المرستيم على الأقل جزئي يتم التحكم فيه بواسطة حامض الجبرليك. وفي بعض الأنواع النباتية، مثل عاريات



(شكل 3-9) تأثير حامض الجبرليك على انقسام الخلية في المنطقة تحت - القمة لفصن النبات القرصي *Samolus*. 25 ميكروجرام ح₃ اضيفت عند 0 و 24 ساعة . كل مخطط يمثل متوسط 64 مليونيرون من قمة الفصن كل انقسام يشار إليه بنقطة. حدود النسيج الوعائي موضحة بواسطة الخطوط المتقطعة.

(From Sachs, Bretz and Lanz, ⁴³⁷ Fig. 1A, p.377).

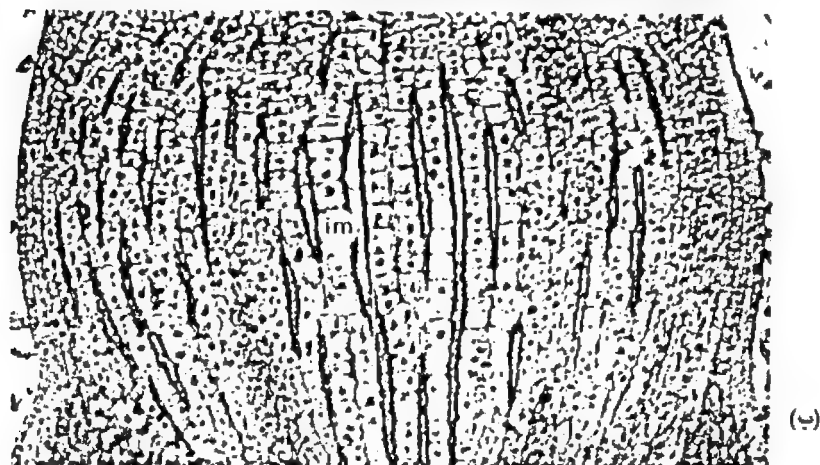
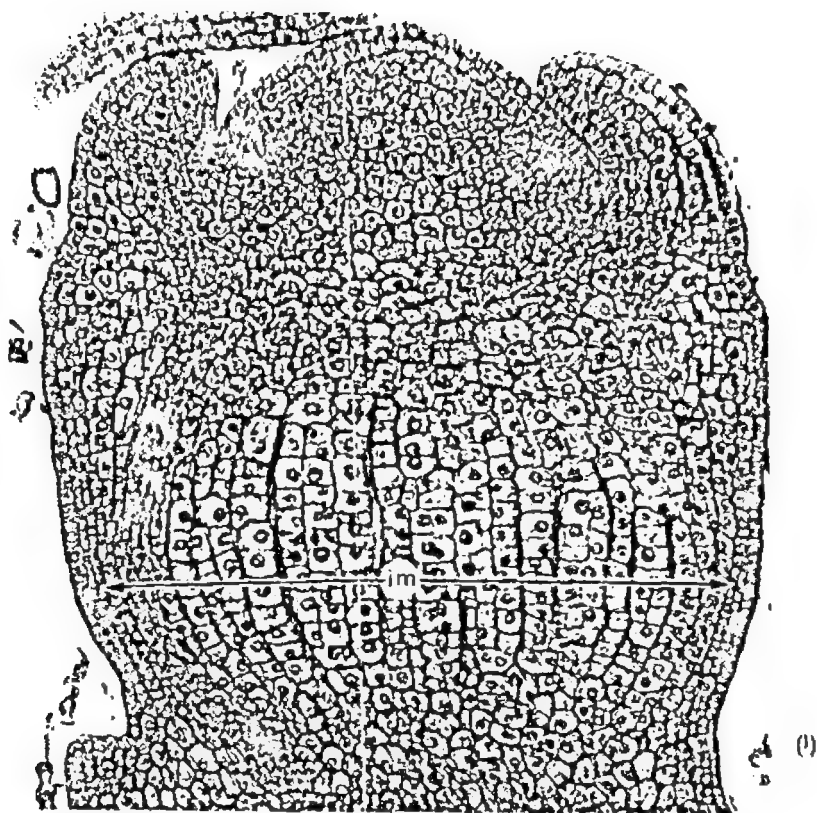
(b) تأثير ح₃ ورياعي الامونيا مثبط النمو امو 1618 على انقسام الخلية المتجهة عرضياً لنبات الاتحوان. اشكال الانقسام المتجهة عرضياً (نقاط) في متوسط 60 مليونيرون من قمة الفصن موضحة. المعاملات المختلفة، وعدد الايام بعد المعاملة أن المادة جمعت أو أعطيت معاملة ثانية، موضحة على الرسم. ح₃ يمكن ان يتغلب على تأثير تثبيط امو 1618 على انقسام الخلية.

(From Sachs, Lang, Bretz and Roach, ⁴³⁹ Fig.1, p.262).

البذور الجنكو، نلاحظ تكوين أغصان النهار الطويل والقصير على السواء على نفس النبات. ومرفولوجيا، هذا يختلف أساساً في درجة امتداد السلمية. وفي الجنكو نجد أن أنواع أغصان نباتات النهار القصير والطويل متشابهة في البداية، ولكن من ثم تلك الأغصان تصبح طويلة - والتي تنتج أكسين أكثر - تحتوي على المرستيم الضلعي المتميز، أو مرستيم الاستطالة الابتدائية، بينما نجدها غير موجودة في الأغصان القصيرة²²⁴. وهكذا توجد علاقة واضحة بين استطالة الساق ووجود المرستيم تحت القمي.

وفي المرستيمات الإضافية الحقيقية، أي مرستيمات المناطق الإضافية الموجودة بين منطقتين من التمايز، يحدث النسيج المتحوصل من الأوراق والسلميات لكثير من نباتات ذوات الفلقة الواحدة، ويفلت الإزهار وأعناق الأزهار لبعض الأنواع النباتية، وحامل متاع نبات الفول السوداني، والعضو الذي ينمو إلى أسفل ويحمل الثمار المتكونة تحت التربة. والمرستيمات الإضافية التي من هذا النوع ربما تمتد حول مساحة كبيرة؛ وفي الغالب تتوجه أشكال الانقسام عرضياً، مما ينتج عنه فيلم طويل من الخلايا (شكل 3-10). والخلايا عالية التحوصل وتحتوي على بعض الميزات العادية التي تتزامن مع الخلايا المرستيمية.

والمرستيم الإضافي للحامل المتاعي للفول السوداني يمتد إلى حوالي 5 مليمترات، وأن المنطقة التي يحدث فيها الانقسام الأعلى تتطابق مع منطقة الاستطالة الأعلى للعضو²⁶⁹. وفي سوق نباتات الفلقتين الأخرى، نجد أن المرستيم الإضافي على قمة الساق، تحت الزهرة مباشرة. وفي سوق وأوراق نباتات الفلقتين، نجد في الغالب أن المرستيم الإضافي موجود في قاعدة العضو أو السلمية، أو قريباً منها. وفي سلميات العديد من ذوات الفلقة الواحدة، يحدث انقسام الخلية واستطالتها في وقت واحد وفوق المرستيم الإضافي؛ ولكن يقتصر نمو السلمية في ما بعد على استطالة الخلية¹⁷³. وفي سلميات ذوات الفلقتين مثل عباد الشمس والليلج، حيث لا يستخدم المرستيم الإضافي الحقيقي، النمو، يشتمل على انقسام الخلية واستطالتها، ويأخذ مجراه مبدئياً خلال كل السلمية ولكن يقتصر فيما بعد على المستويات العالية المتتالية⁵⁷⁶. ويثبط النمو إذا قطع منشأ الورقة فوق السلمية في وقت مبكر. وتشير دراسات عباد الشمس²⁹³ إلى أن الأوراق الفتية هي مصادر العامل اللازم لاستطالة السلمية. والتجارب تؤيد وجهة النظر التي تقول بأن هذا العامل ربما يكون جبرلين أو مادة مشابهة. وفي السعد *Cyperus alternifolius*، حيث تمر السلمية المفردة باستطالة كبيرة، والتوازن بين النمو باستطالة الخلية في المرستيم الإضافي واستطالة الخلية أيضاً تتغير مع الزمن¹⁷⁷. وتشير التجارب الجراحية إلى أن المحفز الذي



(شكل 10-3) المرستيم البيني (im) في عنق زهرة Nuphar. وفي النهاية ربما يستطيل العنق لعدة أقدام. (أ) قطاع عرضي لمنشأ الزهرة الفتية، توضح الأكاداس العمودية للخلايا مكونة المرستيم البيني في عنق الزهرة. 170 x. (ب) جزء من منشأ عنق الزهرة المسنة موضحاً المرستيم البيني. 100 x.

يؤدي إلى تمديد نشاط المرستيم الإضافي الذي يأتي من الأوراق الكاملة التمدد، مفضلاً ذلك عن البراعم الإبطية. إذا قطع رأس الساق أو العمود، يتوقف امتداد السلبية. ويمكن استبدال التأثير المحفز للأجزاء المقطوعة بإضافة حامض الجبرليك وبنزول أدنين، وهكذا تمديد نشاط هذا المرستيم من الواضح أنه يحتفظ بواسطة الجبرلينات والسيتوكينينات المنبعثة من الأجزاء العلوية للغصن؛ وهذا يؤثر على كل من انقسام الخلية واستطالتها¹⁷⁸. والأدلة الأخرى التي تورط الأوراق النامية في التحكم في خط انقسام الخلية في الساق³⁷⁵. وهذه الملاحظات تؤكد مرة ثانية على العلاقة الوطيدة، تركيبياً وفسولوجياً، بين الأوراق والساق، الأجزاء المكونة للغصن.

ومن المؤكد بقوة أيضاً أهمية توجيه مغزل الانقسام في التأثير على استطالة الساق، فيما إذا كان يستخدم العامل أساساً أو لا يستخدم. إلى حد الآن القليل معروف عن تحكم النبات على انقسام الخلية - أو، بالطبع، استطالة الخلية - والمطلوب دراسات تجريبية أكثر.

وجود المنطقة المرستيمية، النسيج غير المتميز بين المنطقتين الناتجتين نسيج الساق يعني أن التوصيلات الوعائية يجب الاحتفاظ بها خلال المنطقة المرستيمية. وبالطبع هذه هي الحالة، ويتكون الخشب في الغالب من العناصر الحلقية والحلزونية التي تمتد بسهولة^{172, 269}. وفي أغلب المناطق المرستيمية للنبات، بالطبع، نجد أن تمايز الأنسجة الوعائية غير موجود.

(Primary Tissues)

الأنسجة الابتدائية

يتكون الساق من ثلاثة أنظمة نسيجية، منشأ البشرة والوعائي والنسيج الأساسي. النسيج البشري، أو البشرة، يتميز من الطبقة السطحية لمرستيم قمة الغصن أي طبقة الكساء الخارجية في مغطاة البذور، والتي بالتالي تتكون من مشتقات المرستيم القمي، ويتميز النسيج الأساسي من المرستيم المحيطي أو مرستيم القمي، ويتميز النسيج الأساسي من المرستيم المحيطي أو مرستيم الكشح والمرستيم الضلعي، حيث تمر العملية بالتحوصل السريع. وتمايز النسيج الوعائي مهم جداً والخلاف لهذه الظاهرة، سيناقش شيء من التفصيل فيما بعد.

(Differentiation of Procambium)

تمايز الكامبيوم الأولي

تتكون المنطقة البعيدة لمرستيم القمة من الخلايا التي تمتلك سيتوبلازم كثيفاً وحويصلات صغيرة، والتي تصطبغ في الغالب بصفة كثيفة (شكل 2-4). وفي

سلاسل التعاقب القاعدي من القطاعات العرضية من قمة الغصن الخضرية النمو، والتغير الأول الملاحظ هو التحوصل التدريجي للخلايا للنسيج المستقبلي، وهذه الأوراق عبارة عن أسطوانة كثيفة الصيغة، ذات الخلايا العالية السيتوبلازم، وترى كحلقة من القطاع العرضي. وهذه الحلقة أعطيت أسماء مختلفة، ولكن يطلق عليها الآن المرستيم المتخلف residual meristem، من الاعتقاد أنه يكون راسب النسيج المرستيمي للمرستيم القمي. وفي داخل هذه الحلقة تصبح واضحة المناطق الكثيفة الصبغة، على انبثاق التعاقب القاعدي في الغصن (شكل 3-13). وهذه المناطق تمتلك علاقة طوبوغرافية مع منشأ الورقة، وبالطبع تكون الكامبيوم الأولي الذي ينمو كمسارات ورقية. والبقية المتخلفة للمرستيم تمر تدريجياً بالتحوصل والتمايز كبرنشيمة بينحزمية؛ وهكذا، من اشتقاق هذا النسيج نجد أن الكامبيوم الوعائي البينحزمي يتميز تدريجياً أثناء النمو الثانوي في الكثير من ذوات الفلقتين وعاريات البذور.

ويتكون الكامبيوم الأولي، من خلايا كثيفة السيتوبلازم عالية المرستيم التي تستطيل في الخط الطولي للمحور (شكل 3-11). وتتم بانقسامات متكررة. ولقد أوضحت دراسات التركيب الدقيق لخلايا الكامبيوم الأولي الصورة غير العادية للخلايا المرستيمية، وتشمل البلاستيدات الأولية، ونواة كبيرة. وفي أغلب النباتات البذرية التي درست بالتفصيل وجد أن الكامبيوم الأولي متصل مع الكامبيوم المسن، الأكثر تمايزاً للنسيج الوعائي في الساق، والفصوص الدقيقة للسلاسل العرضية والقطاعات الطولية أمر ضروري لترسيخ هذه الحقيقة؛¹⁸⁶ حيث إن برنشيمة الفرع الورقية التي توجد في السطح السفلي للأوراق ربما تظهر مبعدة الكامبيوم الأولي إذا درست قطاعات قليلة فقط.

وفي قمم الغصن لأغلب مغطاة البذور نجد أن الكامبيوم الأولي لا يوجد فوق مستوى منشأ الورقة الفتية. وفي معظم النباتات المائية التي لها مرستيم قمي طويل ومنشأ ورقة صغير يتكون نسبياً بعيداً عن مركز القمة، وفي بعض الأوراق الصغيرة للسرخسيات، يمكن مشاهدة الكامبيوم الأولي فوق مستوى منشأ الورقة الأصغر⁹. مثل هذه المشاهدات ترجع إلى التناقض الكلاسيكي فيما إذا كان النسيج الوعائي ورقياً Foliar أو ساقياً Cauline في الأصل. وكما أشارت العديد من الدراسات الحديثة،^{96، 168} إلى أن التمييز بين المكونات الورقية والساقية للغصن اصطناعياً إلى حد ما. كما تشير التجارب التي حطمت فيه منشأ الورقة بخرقها كلما ظهرت، إلى أن بعض تمايز الكامبيوم الأولي يتبع المرستيم القمي الخالي من الأوراق. وفي القمم المعاملة، تتكون حلقة الكامبيوم الأولي غير المعلقة بواسطة فرج الورقة⁵⁵⁰. وحدث



(شكل 11-3) الحزمة الوعائية لمنشأ الورقة الفتية النمو (lp) لنبات *alternanthera* كما ترى في القطاع العرضي. تتكون الحزم أساساً من كامبيوم أولي كثيف الصبغة (pc)، ولكن بعض اللحاء الأولي قد تمايز سفلأً. جزء من قمة الفصن (sa) يمكن رؤيتها على اليمين. 500 x.

الكامبيوم الأولي، والأنسجة الوعائية المتمايزة فيما بعد، في السويقة تحت الفلقية الشكل المتقلص لطفرة الورقة الرمحية للطماطم⁷⁸، الذي لا توجد فيه أوراق وإن وجدت فيوجد فقط منشأ الفلقة في مرحلة البداية، وتشير الدراسات أيضاً إلى أن بعض النسيج الوعائي يمكن أن ينمو في الساق أو مساوية في غياب الأوراق.

ويمكن إعطاء بعض الاعتبارات إلى العوامل التي تتحكم أو تحفز تمايز الكامبيوم الأولي. ولقد أشار Wardlaw⁵⁴⁷ إلى أن الكامبيوم الأولي، أو النسيج الوعائي الابتدائي، دائماً يتمايز في علاقة مع المنطقة المرستيمية النشطة النمو، مما يقترح وجود عامل (أو عوامل) من النمو المرستيمي النشاط مساعداً في حركة تمايز

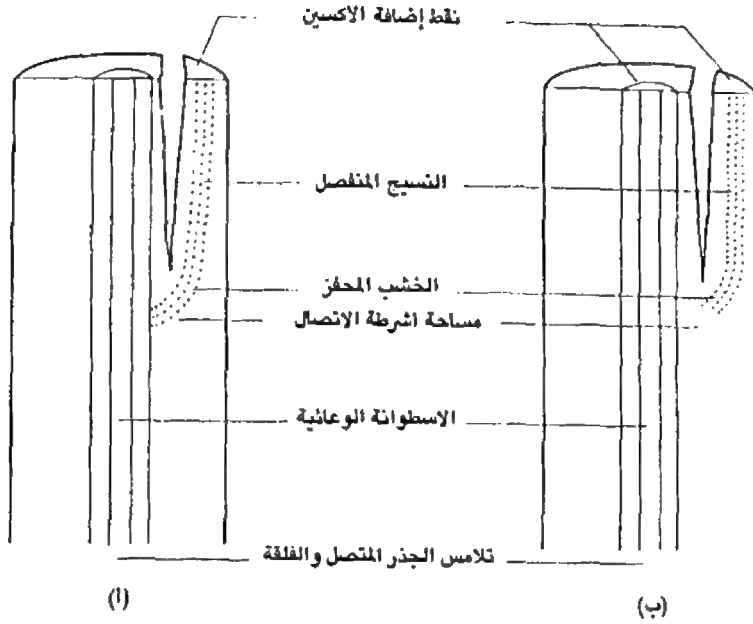
الكامبيوم الأولي. والكثير من الأدلة تؤيد هذه الفكرة. على سبيل المثال، أزال Young⁵⁸⁶ منشأ الورقة الأصغر الثانية من قمم الترمس حيث وجد أن النسيج السفلي يتميز كبرنشيمة؛ إذا أضيف إندول حامض الخليك في عجينة اللانولين إلى جدد نسيج الورقة الموجود تحتها في بقية المرستيم ولكن لم يتميز ككامبيوم أولي. ولقد افترض أن الأكسين يشتق من منشأ الورقة الفتية مسبباً النسيج السفلي على البقاء مرستيمياً، ولكن بعض العامل الآخر الناتج من نمو الكامبيوم الأولي، والذي أطلق عليه ديسمين desmin، مطلوب لتحقيق تمايز الكامبيوم الأولي. والمطلوب تجارب أخرى ذات الطبيعة العامة.

وهناك وجهتا نظر متعارضتان إلى حد ما - من المحتمل التوفيق بينهما - قد برزتا بسبب الملاحظات المتضاربة على اتجاه التمايز للكامبيوم الأولي. وفي الكثير من مغطاة البذور التي درست بالتفصيل، نجد أن الكامبيوم الأولي لمنشأ الورقة في تعاقب قمي¹⁶⁵ و¹⁶⁷ وفي القليل من مغطاة البذور وعدد من عاريات البذور شوهدت الحزم مع علامة بمراكز منشأ الورقة الذي لم يتكون.¹⁶⁸ وحديثاً سجلت ملاحظات مشابهة للأغصان الشوكية للرقم (أو الجولق)⁹³. والملاحظات السابقة قد قادت إلى وجهة النظر القائلة بأن حزمة الكامبيوم الأولي ربما تحدد مركز الكامبيوم الأولي للورقة²²⁴ و⁴⁹⁴. وفي تجارب مغطاة البذور والسرخسيات⁵⁴⁹ و⁵⁵⁴ نجد أن الحزم الذي يفصل أيًا من حزم الكامبيوم الأولي النامية في تعاقب قمي أو يكون حاجزاً بينها وبين مركز الكامبيوم الأولي، الذي يعمل تحت منشأ الورقة الأولي والمراكز المستقبلية لمنشأ الورقة المستقبلي. وبالرغم من منشأ الورقة يتكون في هذه المراكز، إلا أنه من المعروف في تجارب أخرى أن الأمكنة الأصغر لم تحدد على نحو حاسم في هذا الوقت⁴⁶⁰ و⁵⁴⁹. وبناء على ذلك استنتج أن حزم الكامبيوم الأولي لم تحت منشأ الورقة، على الأقل في الأنواع النباتية التي درست. وكما أشار Allsop، إلى أن النشاط الأيضي الهائل في المرستيم القمي يجب أن يسبق النمو الحقيقي للكامبيوم الأولي؛ وتكوين منشأ الورقة وتمايز حزمة الكامبيوم الأولي بالنسبة إليها ربما يعتبر مظاهر متممة للعملية الواحدة⁴⁰⁴

وتمايز حزم الكامبيوم الأولي للبراعم الجانبية (أو الإبطية) ربما يكون في تعاقب قمي أو تعاقب قاعدي، طبقاً لمكان البرعم. وإذا تكوّن البرعم قريباً من المرستيم القمي؛ يكون التمايز في الغالب في تعاقب قمي؛ ولكن إذا تكوّن بعيداً عن القمة، من المرستيمات المقطوعة⁵⁴⁶ أو عرضياً من الأنسجة البرنشيمية، غالباً ما يتميز في تعاقب قاعدي وبالطبع ربما لا يترسخ الاتصال مع النظام الوعائي لمنطقة محصور الأبناء للمرستيم القمي للسرخسيات⁵⁴⁸ ومغطاة البذور²⁶ و⁵⁵⁰ و⁵⁵⁵ حيث حُز

بواسطة القطع، وتمايز الكامبيوم الأولي والنسيج الوعائي في الفصن المقطوع أيضاً في تعاقب قاعدي. وهذه الملاحظات تؤيد وجهة النظر⁵⁴⁷ القائلة بأن البعض من المادة المنقلة في تعاقب قاعدي من المرستيم النشط النمو تستخدم في تمايز الكامبيوم الأولي. وكيثونة، بالطبع المسيطرة، تمايز التعاقب القمي للكامبيوم الأولي في الأنواع النباتية الكثيرة لا يتطلب اعتباره كأدلة مناقضة لهذه الدراسة. وتشير مشاهدات Wetmore و Rier⁵⁸⁰، التي نوقشت في الجزء الأول فصل 8، إلى أن تمايز وعاء العقد في الكالاس يأخذ مجراه عند مصدر الأكسين والسكريز وكل محل البرعم. وهكذا يتضح أن تمايز النسيج الوعائي (في هذه الحالة لا يشتمل على الكامبيوم الأولي)، أو بواسطة التقدير استقرائياً، للكامبيوم الأولي، ربما يأخذ مجراه عند بعض النقاط على المنحدر. وفي حالة المرستيمات القريبة من الكامبيوم الأولي المتمايز، هذه النقطة سوف تقع داخل منطقة الكامبيوم الأولي، وسوف يستمر التمايز بحكم الظروف في تعاقب قمي كمصدر للنمو إلى أعلى، أو يظهر كذلك، إن بعض التمايز القاعدي ربما يضاف إلى الكامبيوم الأولي الموجود أصلاً. ولكن في حالة المرستيمات التي على مسافة من الكامبيوم الأولي المتمايز - على سبيل المثال، المرستيمات المفصولة أو القمم المعزولة - ويحدث التمايز أولاً عند نقطة معينة على المنحدر ومن المحتمل سوف يسبق التعاقب القاعدي (حيث إنه توجد استطالة قليلة للمحور) والتعاقب القمي. وهذا الشرح بدون شك مفرط في البساطة، وخاصة في بعض الأنواع، فإن بعض مسارات الورقة ربما تتمايز في تعاقب قمي وأخرى في تعاقب قمي أو حتى في الاتجاه المزدوج.¹⁶⁸ ومن ناحية أخرى، فمن المعقول أن وجهة النظر التي قدمت هنا بالطبع ربما تعطي التفسير المحتمل لهذه المشاهدات.

وعلى الرغم من أن تمايز عناصر الخشب أكبر من الكامبيوم الأولي، فسوف نجد أن بعضاً من تجارب Sach's على السويقات فوق الفلقية المقطوعة للبالاء مناسبة هنا. عملت قطعاً أو جروحاً في السويقة فوق الفلقية بطريقة ما للعزل الجزئي لشريحة النسيج (شكل 3-12 أ). وإذا أضيف 0.1% من إندول حامض الخليك في عجينة اللانولين إلى حافة النسيج، فإنه تتمايز حزمة الخشب في برنشمية القشرة وتمرب بين نقطة إضافة الأكسين والاسطوانة الوعائية. وإذا أضيف أ ح خ إلى حزم الاسطوانة الوعائية وفي نفس الوقت يضاف إلى حافة النسيج، فنجد أن حزمة الخشب تفشل في الاتصال مع نظام حزمة السويقة فوق الفلقية (شكل 3-12 ب). وبتجارب إضافية أوضح Sachs أن تكوين الاتصال بين حزم الخشب المحفز وحزم الخشب الموجود أصلاً يعتمد على الفرق في تركيز الأكسين المضاف إلى حافة النسيج وإلى الإسطوانة الوعائية، واتجاه مصدر الأكسين. ويتضح للكاتب أن هذه النتيجة



(شكل 12-3) رسم تخطيطي لتصميم تجربة لاختبار تأثير تركيز واتجاه نقل الأكسجين على تمايز الخشب، باستعمال السويقة فوق الفلقة للباذلاء. (أ) أضيف الأكسجين فقط جزئياً إلى الأهداب المعزولة للنسيج (ب) أضيف الأكسجين إلى كل من نسيج الهدب والاسطوانة الوعائية. تحفيز أشربة الخشب كما تظهره النقطة

(From, ⁴⁴² Fig. 2, p. 269).

ربما تكون مهمة في تفسير بعض التجارب على السيادة القمية، والتي انطلقت فيها البراعم الإبطية من السيادة - أو من مصدر الأكسجين في الساق الأصلية - كلاهما ينموان ويكونان الحزم الوعائية التي اتصلت مع عمود الحزمة. وفي الأغصان المتصلة، من المحتمل أن الأكسجين ينتقل إلى أسفل في الحزمة الأصلية، وحزم البرعم في الغالب لا تتصل بالعمود الأصلي.

وسواء كان المنحدر الطولي في بعض المواد أو المادة مهماً أم لا في تحكم تمايز الكامبيوم الأولي، فمن المحتمل أن المنحدر العرضي عبر المحور ربما يعمل في التحكم في مكان تمايز الكامبيوم الأول أو النسيج الوعائي الأولي. وفي القمم المعزولة بواسطة ثلاثة أو أربعة قطوع (حزات) من سدادات النخاع الثلاثية أو الرباعية الزوايا، ومجمل الكامبيوم الأولي الحديث التمايز يتبع تخطيط السدادة. ⁵¹⁴ وفي قمة السرخس التي عملت فيها عدة قُطوع تتجه قطرياً، نجد تَكوّن نظام وعائي نجمي الشكل عند بعض المستوى تحت محيط النسيج ⁵⁴⁸. وهكذا نجد أن المنحدرات، ربما

تكون ذات قوتر الأكسين، من المحيط إلى مركز الساق وربما أيضاً له بعض الأهمية في تمايز الكامبيوم الأولي. والأهمية المحتملة للمنحدرات الأفقية سوف تناقش ثانية في فصل 4 بالنسبة إلى الكامبيوم الوعائي.

تمايز الخشب الابتدائي واللحاء الابتدائي

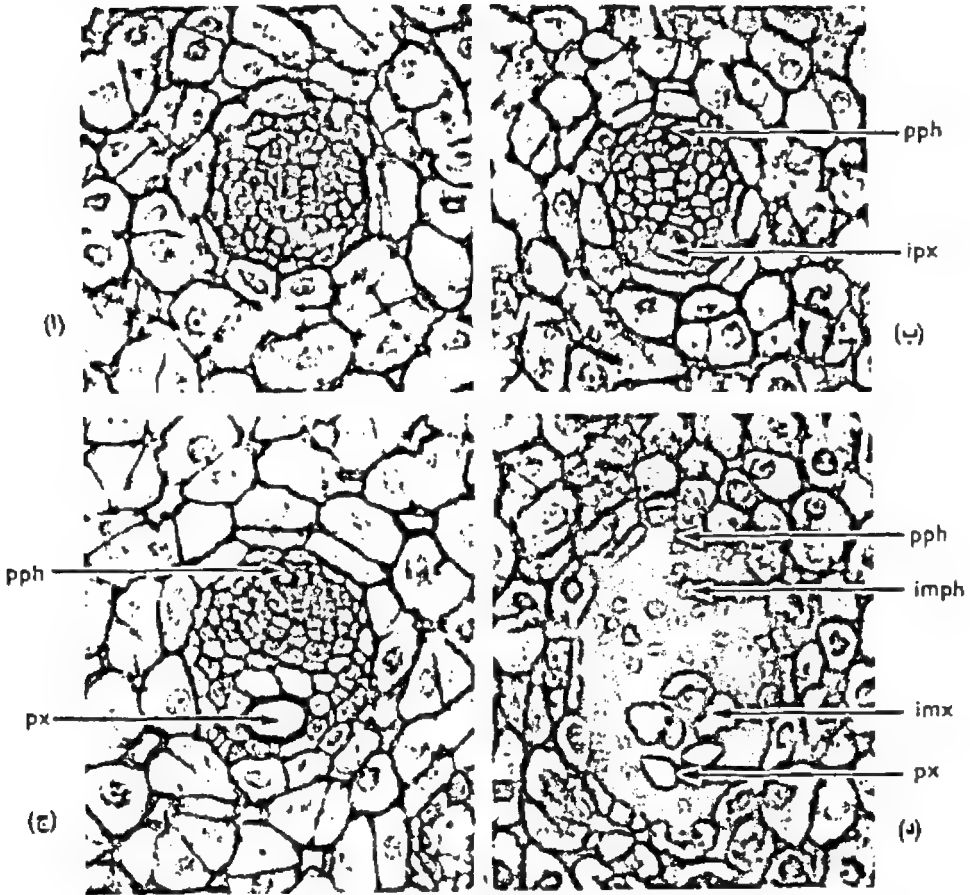
(Differentiation of primary xylem and phloem)

وأخيراً يتمايز الكامبيوم الأولي إلى عناصر ناضجة من الخشب الابتدائي واللحاء الابتدائي، وفي معظم ذوات الفلقتين وعاريات البذور أيضاً يساهم، ولو جزئياً، إلى الكامبيوم الوعائي. ويطلق على عناصر الخشب الأول وعناصر اللحاء الأول بالخشب الأولي Protxylem واللحاء الأولي protophloem، على الترتيب. والعناصر الناضجة للنسيج الابتدائي فيما بعد تصبح خشباً تالياً metaxylem ولحاء تالياً metaphloem. وبمعزل عن الاختلاف المؤقت ولوحظ من الحجم أنه يوجد فرق قليل بين العناصر المتكونة أولاً والعناصر المتكونة فيما بعد.

وفي غالبية مغطاة البذور التي درست بالتفصيل، وجد أن اللحاء الأول، يشبه الكامبيوم الأول نفسه، ويتميز في تعاقب قمي إلى منشأ الورقة ومتصل مع اللحاء الموجود أصلاً في المحور¹⁶⁰. والخشب الأول من ناحية أخرى، في الغالب يتميز أولاً عند قاعدة منشأ الورقة، مع ملتقاه بالمحور، ثم يتميز بعد ذلك في تعاقب قمي معطياً منشأ الورقة وفي التعاقب القاعدي معطياً الساق. وهكذا نجد أن الخشب في البداية غير متصل. وفي غصون القوليوس، في المرحلة المبكرة قليلاً، لوحظ موضع تمايز الخشب في المادة المثبتة اثناء الليل؛ ويحدث التمايز أولاً عند العقدة تحت منشأ الورقة، ومن ثم عند قاعدة الكامبيوم الأولي.²⁷¹ وهكذا نجد تمايز حزمتين من بداءة الخشب. ويعتقد أن هذا الموضع من تمايز الخشب ربما يمثل مراكز الزيادة الموضعية في تركيز الأكسين. وأيضاً اتضح بشكل مقنع في القوليوس أن هناك علاقة واضحة بين كمية الأكسين المنتشر الناتج بواسطة منشأ الورقة وكمية تمايز الخشب في الكامبيوم الأولي.²⁷¹ والأدلة التي تتعلق بالعوامل التي تتحكم في تمايز الخشب واللحاء نوقشت في الجزء الأول¹²⁷ الفصلين 8 و 9.

ويوجد اللحاء الأول المتمايز قريباً من قمة منشأ الورقة مقارنة بالخشب الأول. وهكذا نجد أن سلاسل التعاقب القاعدي للقطاعات العرضية خلال مسار الورقة أو خلال مسارات القطاعات إلى الأوراق المختلفة الأعمار، سوف يظهر الكامبيوم الأول فقط في معظم القطاعات الأبعد، ثم اللحاء الأولي، ثم كلاهما اللحاء الأول والخشب

الأول (شكل 13-3). وتمايز الخشب في الساق غالباً ما تكون الحزمة داخلية البداءة، أو مندفعة بعيداً عن المركز، أي الخشب الأول قريباً من مركز الساق (شكل 13-3 د)؛ وهذا يتناقض مع الحزمة الداخلية البداءة لخشب الجذر. وتمايز اللحاء في الساق، كما في الجذر، أي مندفع نحو المركز، وهكذا نجد أن المنطقة المركزية لشريط الكامبيوم الأولي هو آخر ما يتمايز، ومن هذا التسيج يشتق الكامبيوم الوعائي إن وجد.



(شكل 13-3) مسارات الورقة في الساق الفتية لنبات Acorus كما يظهر في القطاع العرضي للأشكال (أ) و (ب) توضح مراحل في التمايز الذي يحدث في الحزمة الوعائية الواحدة. مركز الساق سوف يكون ناحية قدم الصفحة. قارب الكامبيوم الأولي واللحاء الأولي كما يرى في القطاع العرضي في شكل 11-3. imph اللحاء التالي غير الناضج؛ imx خشب تال غير ناضج؛ ipx خشب أولي غير ناضج؛ pc الكامبيوم الأولي؛ pph، اللحاء الأولي؛ px الخشب الأولي. كلها 50 x.

ومعدل تمايز الكامبيوم الأولي إلى خشب ابتدائي ولحاء ابتدائي يختلف ليس فقط في الأنواع النباتية المختلفة، ولكن أيضاً في الأنواع نفسها، أو حتى في الغصن نفسه، تحت الظروف المختلفة. أجريت محاولات لربط عمر البلاستوكرومال لمنشأ الورقة الأول الذي يتمايز فيه اللحاء ويحدث تمايز الخشب أولاً بدقة نوعاً ما في نظام توزيع الأوراق على الغصن^{165 و 168 و 212}. ومن الواضح أن تمايز كل من اللحاء الأولي والخشب الأولي يحدث فيما بعد، أي في منشأ الورقة المسن، في الأغصان العالية التوزيع في النظام الورقي؛ ويتضح أنه من المحتمل أن هذا مجرد مظهر آخر مهم من المعدل العام البطيء من خصائص نمو الورقة لهذه الأنظمة. ومثل هذه الملاحظات تعمل على تأكيد أهمية العلاقات بين الصور التركيبية ومعدلات النمو. وقد درست أيضاً، كما أشار wardlaw⁵⁵⁸، وفي الأنظمة العالية التوزيع الورقي نجد أن الكثير من منشأ الورقة الذي يحيط بالقمة يمتلك أشرطة الكامبيوم الأولي فقط وهذا النسيج يجب أن يكون وظيفياً ملائماً لتدعيم النشاط المرستيمي الهائل. والقليل معروف عن سلوك انتقال المغذيات والمواد الأخرى في الأنسجة مثل الكامبيوم الأولي أو البرنشيمة.

في بعض الأنواع النباتية التي أجريت فيها تحاليل دقيقة على كل النظام الوعائي للساق، مثل الترمس،³⁹² وجد أن كل الحزم الوعائية يمكن أن تكون لها علاقة بالأوراق أو البراعم الإبطية عند بعض المستويات عبر طولها؛ وربما تعتبر كمسارات ورقية. والكثير من المسارات الورقية ربما تمر في الساق خلال العديد من السلمييات، وربما تتصل مع بعضها. وفي بعض الأحيان يطلق على هذا التعقيد من المسارات الورقية بكاذب المحور Sympodia.

وغالباً ما يلاحظ أن الأوراق تزود بكاذب محور واحد من المسارات الورقية تختلف في العمر بواسطة بلاستوكرومات عديدة تتطابق مع عدد سلاسل فيبيونانشي. ومن التجارب التي تشير إلى أن حزم الخشب تثبط على التكوين قريباً من الأشرطة الأخرى التي لها مصدر جيد للأكسين (نوقش في فصل 2، ص 39)، واستنتج Sachs⁴⁴¹ أن أشرطة الحزمة تحفز عالياً بواسطة منشأ الورقة الفتية ربما من الضروري (أو يطرّد) أن ينظر بواسطة أشرطة الأوراق الأخرى التي لها العمر نفسه، وربما تختار (أو تفضل) الاتصال بأشرطة الأوراق المسنة التي قد مرت بعمر الانتاج الأمثل للأكسين. وجهة النظر هذه تؤكد ثانية على العلاقات المعقدة بين النمو، التوزيع الورقي، والتواصل في الساق. وحتى في بعض السوق التي لها أسطوانات متصلة من النسيج الوعائي يمكن إظهار النسيج بأنه نشأ كمسارات ورقية مميزة. وفي الأنواع النباتية الأخرى، التي لها حزم غير متصلة وأوراقها ربما

تكون موجودة⁴⁰⁵. والسؤال هو المصدر الورقي أو الساقى للنسيج الوعائى الذى سبقت مناقشته بالإشارة إلى الكامبيوم الأولى.

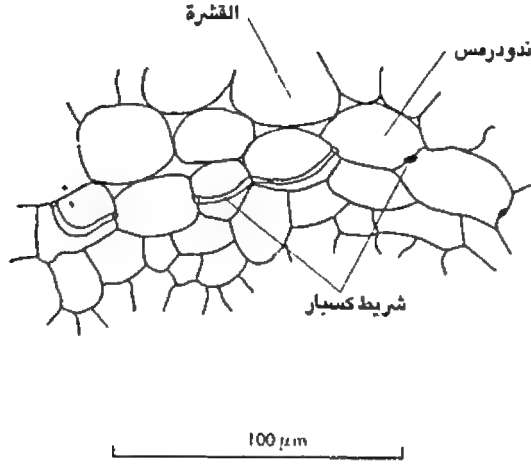
تنظيم الأنسجة الابتدائية (Arrangement of Primary Tissues)

ونلاحظ أن أصناف الأنسجة الوعائية وترتيبها مع بعضها البعض أدى إلى اختلافات التركيب المشاهد في سوق النباتات الوعائية. وهذا الاختلاف يجعل من الصعب أو من المستحيل إعطاء أي قدر مختصر وكاف عن تركيب السوق الابتدائية. ويمكن ايجاد الحسابات التنظيمية التفصيلية لنباتات الفلقتين في دراسات Metcalfe و Chalk³⁶⁰ وذوات الفلقة الواحدة في كتب Solereder و Meyer⁴⁸⁷. و Metcalfe³⁸⁵ و Tomlinson⁵¹⁰. والحساب المختصر للأنسجة التي توجد في السوق الناضجة لمغطاة البذور موضح هنا، يبدأ عند محيط الساق.

يحاط الساق بالبشرة، التي تتكون من طبقة واحدة من خلايا قائمة الزوايا غالباً ما تغطي بواسطة الأدمة أو الكيوتيكل. وفي السوق التي تقوم بعملية البناء الضوئي ربما توجد ثغور Stomata ببشرتها؛ وربما توجد أيضاً الشعيرات الغدية والغطائية. وفي سوق بعض الأنواع النباتية توجد طبقة تحت البشرة مباشرة تختلف في تركيبها عن القشرة وفي منشئها عن البشرة ربما يكون موجوداً؛ وهذه هي تحت بشرة hypodermis. وتحت هذه الطبقة، أو مباشرة تحت البشرة، تقع خلايا القشرة، جزءاً من النسيج الأساسي. وفي الكثير من السوق توجد الكولنشيمية Collenchyma قريبة من محيط القشرة، إما أن تكون أسطوانة متصلة أو، من الشائع، توجد غير متصلة في بروز ضلعي. والخلايا الكولنشيمية وغيرها، البرنشيمية، وخلايا البشرة، وخاصة القريبة من محيط الساق، ربما تحتوي على بلاستيدات خضراء بوفرة وتقوم بعملية البناء الضوئي؛ ويطلق على مثل تلك الأنسجة، الكلورنشيمية. وبعض النباتات، التي تعرف بنباتات السكة (مثل لكازوريتا والسيتيسس Cytisus لها أوراق مختصرة، وعملية البناء الضوئي تتم بواسطة أنساق؛ إن مثل تلك النباتات لها أخاديد عميقة، تحاط بواسطة الكلورنشيمية، التي غالباً ما توجد بها الثغور والشعيرات. وبجانب نسيج الدعامة الكولنشيمية، ربما يوجد نسيج السكرنشيمية (الياف في الغالب) قريباً من محيط الساق، وخاصة في ذوات الفلقة الواحدة.

وخلايا القشرة ربما تحتوي على نشاء، أو بلورات، أو مواد أخرى. وفي بعض الأحيان جدع ذاتية Idioblasts، مثل القصبيات (Trochodendrom) أو الخلايا الراتنجية - الزيتية (الزنجبير Zingiber) ربما تكون موجودة. وحدود القشرة في

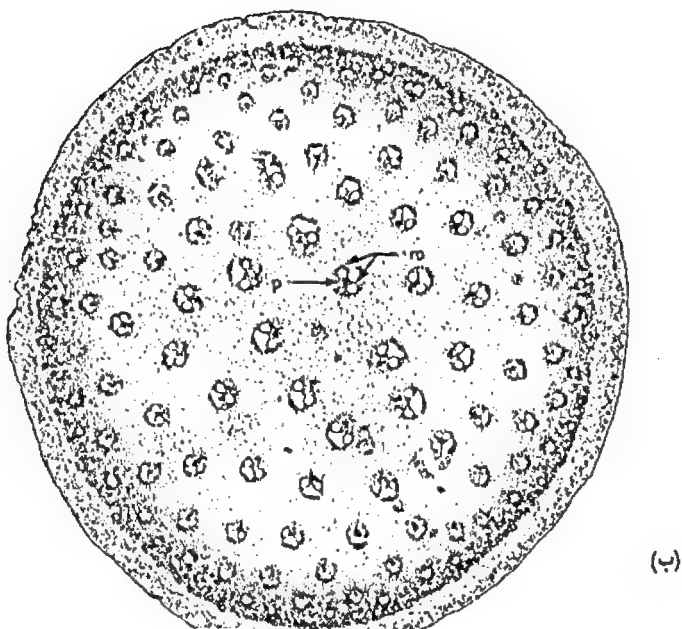
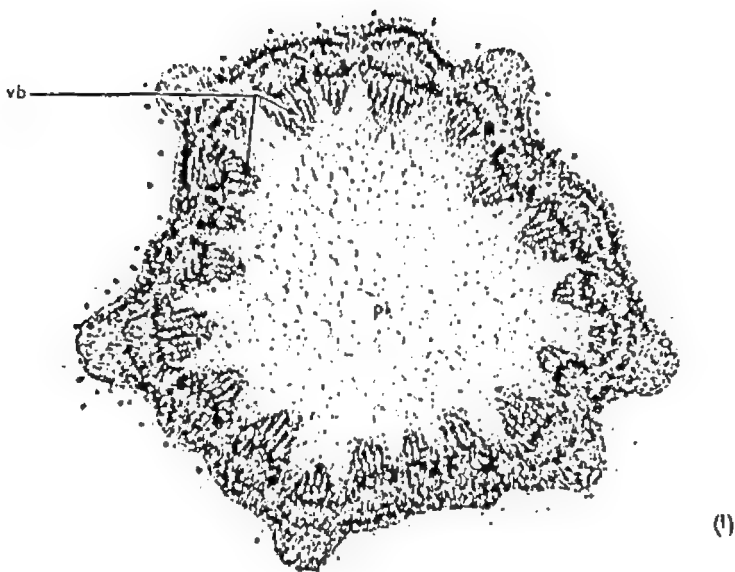
النسيج الوعائي في الغالب أقل وضوحاً من الجذر، حيث إن البشرة في الغالب تفتقرها السوق الهوائية، مثل الفلفل، حيث توجد أشرطة كسبار الواضحة الحدود (شكل 3-14). وفي السوق الفتية لبعض النباتات، مثل الفاصوليا، ربما تحتوي الطبقة الداخلية لخلايا القشرة على كمية وافرة من النشا؛ وبذلك تعرف بالغلاف النشوي Starch sheath. وفي بعض السوق، مثل بعد القصر (أو شحوب اليخضور)، يتمايز الغلاف النشوي إلى بشرة مع أشرطة كسبار⁵³⁴.



(شكل 3-14) جزء من القطاع العرضي لساق الفلفل، موضحاً أشرطة كسبار في الإندودرميس.

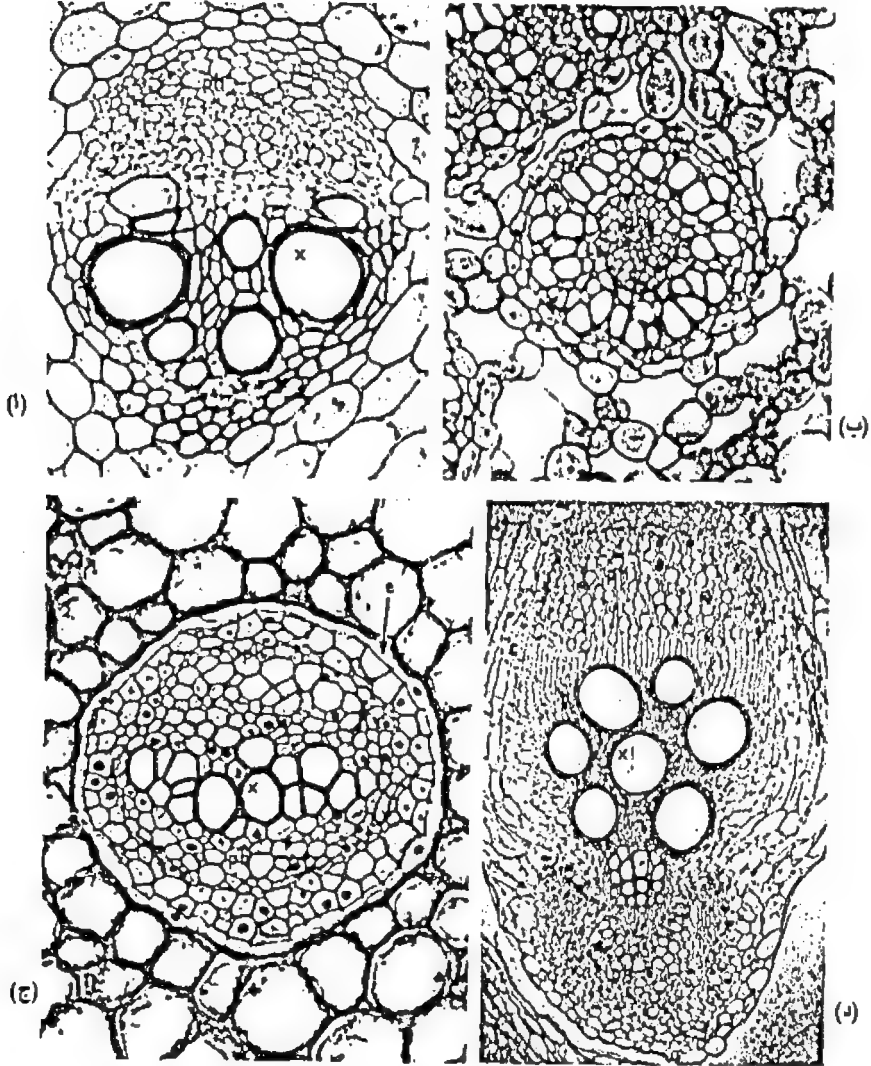
وفي داخل النسيج الوعائي توجد بقية النسيج الأساسي، النخاع أو اللب. والخلايا البرنشيمية تتلجن أحياناً وتصبح منقرة. وفي نباتات الفلقة الواحدة، في الخصوص، لا يوجد تمييز واضح بين القشرة والنخاع، وتوصف عموماً بالنسيج الأساسي.

والنسيج الوعائي هو مصدر الاختلافات في تركيب الساق. وفي نباتات ذوات الفلقتين نجد أن النسيج الوعائي يكون في الغالب أسطوانية بين القشرة والنخاع (شكل 3-15 أ). وتتكون هذه الأسطوانة في الغالب من حزم وعائية منفصلة ربما تظهر الأسطوانة على أنها متصلة تقريباً. على النقيض من الجذر، الذي يتبادل فيه الخشب واللحاء، وفي الساق يقع الخشب واللحاء على نفس القطر، وفي الغالب يكون اللحاء خارجياً بالنسبة للخشب. إن مثل هذا التنظيم يطلق عليه الحزمة الوعائية



(شكل 3-15) القطاعات العرضية للسوق الابتدائية. (ا) البرسيم، ذوات الفلقتين، الحزم الوعائية (vb) موجود في الأسطوانة التي تحيط الخشب المركزي (pi). 50 x. (ب) نبات أحادي الفلقة واحدة semel. العديد من الحزم الوعائية مبعثرة خلال النسيج الأساسي. m، الخشب التالي؛ p، الأولى، 28 x.

الجانبية Collateral (شكل 3-16 أ). وعند النضج غالباً ما يتمايز الكامبيوم الأولي إلى ألياف سميكة - الجدار.



(شكل 3-16) أنواع الحزمة الوعائية. (أ) الحزمة الوعائية للفلل ذات جانبيين. 200 x. (ب) الحزمة الوعائية المزدوجة لنبات Acorus. يحيط الخشب باللحاء. 200 x. (ج) الحزمة الوعائية المزدوجة للغزال لنبات polypodium. اللحاء يحيط بالخشب تحاط الحزمة الوعائية بواسطة الإندودرم. 200 x. (د) حزمة وعائية ذات جانبيين لنبات القرع. بالإضافة إلى اللحاء الخارجي العادي. ويوجد لحاء داخلي (iph) 25 x. c، كامبيوم؛ e، إندودرم؛ ph، لحاء؛ x، خشب.

وفي الانواع النباتية لبعض العائلات، مثل الباذنجانية، والقرعية، والدفليات، يتمايز اللحاء أيضاً على الجانب الداخلي للخشب. وهذا يعرف باللحاء الداخلي، لتمييزه من اللحاء الخارجي الذي يوجد في المكان العادي. والحزمة الوعائية التي لها لحاء داخلي ولحاء خارجي تعرف بالحزمة الوعائية ذات جانبيين bicollateral (شكل 16-3 د). والانواع الاخرى للحزمة الوعائية، المتحدة المركز، والتي فيها نوع واحد من النسيج الوعائي يحيط بالآخر، يحدث أيضاً في بعض الانواع. وفي الحزم المزدوجة الاوعية amphivasal مثل البلوط *acorus cordyline*، نجد أن الخشب يحيط باللحاء (شكل 16-3 ب)؛ وفي الحزم المزدوجة الغريبال *amphicribal*، والتي فيها اللحاء يحيط بالخشب، أمر شائع في السراخس (شكل 16-3 ح). وبوضوح، نجد أن تنوع التنظيمات المختلفة للخشب واللحاء الابتدائي بالنسبة إلى بعضها مما يجعل من الصعب جداً تصورية آلية بسيطة وعامة التطبيق في تحكم تمايز الوعاء.

وفي سوق معظم نباتات الفلقة الواحدة يوجد الكثير من الحزم الوعائية الجانبية، وهذه الحزم غير منتظمة في أسطوانة ولكنها توجد مبعثرة خلال النسيج الاساسي (شكل 15-3 ب). والشكل الكثير من الحزم الوعائية لذوات الفلقة الواحدة مثل شكل الخشب الذي يكون على هيئة حرف Y، حيث نجد أن عنصريين وعائيين من الخشب التالي الكبير يكونان اذرع الخشب للحرف Y وإن الخشب الأولي هو الساق (شكل 15-3 ب). وغالباً ما يتحلل الخشب الأولي تاركاً قناة أو فجوة الخشب الأولي. وغالباً ما توجد قبة (أو غطاء) الحزمة من الالياف الاسكرونيشيمية، وهذه الالياف ربما تحيط بالحزمة كذلك. حتى الحزم الوعائية العديدة الموجودة في ساق ذوات الفلقة الواحدة التي من هذا النوع يمكن أن تنسب في الغالب إلى مسارات الورقة، حيث إن الأغلفة النموذجية، للعروق الموازية لأوراق ذوات الفلقة الواحدة كل واحدة منها لها مسارات ورقية.

التركيب الشاذ للسوق الابتدائية

(Anomalous Structure of primary stems)

يوجد الكثير من الاختلافات في تركيب الساق، في كلتا الفلقتين. ويطلق على مثل هذه الاختلافات في الغالب بالاختلاف الشاذ، إلا أن الاصطلاح يمكن أن يكون محل جدال، حيث إن ما يطلق عليه بالتركيب الشاذ يكون عادياً لبعض الانواع النباتية وهو محل تساؤل. يوجد الكثير من سوق ذوات الفلقة الواحدة، مثل *coix*، الذي توجد فيه حلقة واحدة من الحزم، كما في نباتات الفلقتين. كما توجد في سوق نباتات الفلقتين حزم مبعثرة تشبه نباتات الفلقة الواحدة، مثل الجهمية. وفي بعض عائلات

ذوات الفلقتين توجد حلقات من القشرة أو من الحزم النخاعية medullary bundles بالإضافة إلى الاسطوانة العادية من الحزم. والحزم النخاعية في الاضاليا (أو الدهلية)، على سبيل المثال، وجد على أنه يمثل حزم مسار الورقة التي تنحني داخلياً ويمر تحت في الساق في نخاع العديد من السلميات.¹³² وهذا حقيقي أيضاً لكثير من حزم القشرة. وتوجد حلقة من الحزم النخاعية في ساق الفلفل وبعض أعضاء عائلة الفلفل؛ في macropiper، على الأقل، تتمايز الحزم النخاعية من مرستيم الساق المركزية، وليس لها اتصال مع الأوراق باستثناء المسارات الجانبية للورقة التي تلتحم معها.²⁴ والأنماط الأخرى المهمة للنسيج الوعائي في سوق ذوات الفلقتين نوقشت بواسطة philipson و Balfour⁴⁰⁵.

وربما يتفاوت أيضاً تركيب الساق كثيراً معتمداً على طبيعة النبات. وفي سوق معظم النباتات المائية hydrophytes، على سبيل المثال، نجد أن النسيج الوعائي مختزل كثيراً، وخاصة الخشب. كما يوجد نظام متطور من المسافات البينية، والنباتات الصحراوية xerophytes، من ناحية أخرى، لها أدمة سميكة (أو غليظة) وثغور غائرة في الغالب، وكثرة في النسيج الاسكلرنشيمي. والاختلافات في تركيب السوق التي تمر بالتغليظ الثانوي ستناقش في الفصل اللاحق.

الساق: النمو الثانوي (The Stem: Secondary Growth)

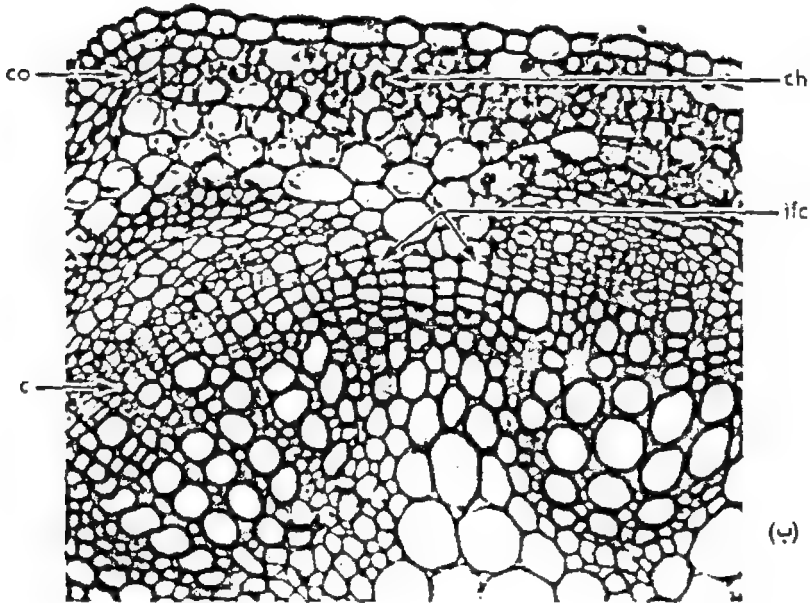
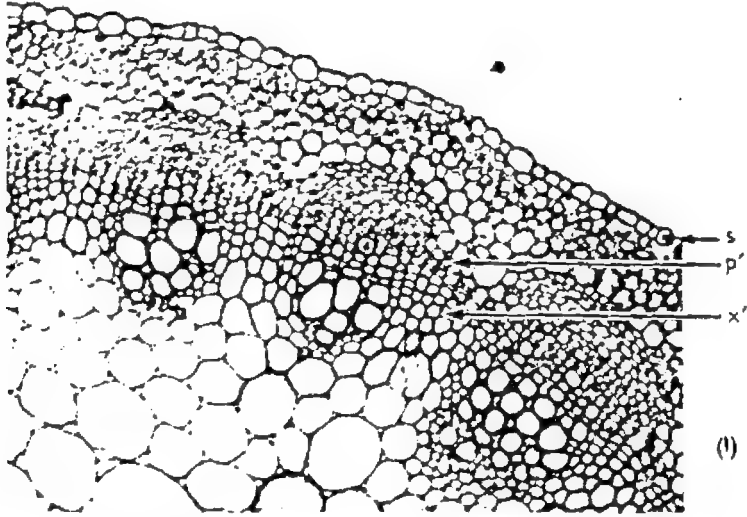
يستمر نمو الفصن ليس فقط بواسطة المرستيم القمي، ولكن في كثير من الأنواع النباتية يتم أيضاً بواسطة نشاط المرستيمات الجانبية التي تؤدي إلى زيادة محيط الساق. والنمو الثانوي يأخذ مجراه في أغلب ذوات الفلقتين وعاريات البذور. ويوجد اثنان من المرستيمات الجانبية: الكامبيوم الوعائي، الذي يعطي الخشب الثانوي واللحاء الثانوي، والفلوجين أو الكامبيوم الفليني الذي يكون الفلين والقشرة الثانوية (أو الفلودرم). ونتيجة للنمو الثانوي يزداد الساق كثيراً في القطر والأنسجة الابتدائية الخارجية، أي البشرة وأحياناً القشرة، تتسلخ بعيداً، ويكون البريدرم غطاءً وقائياً.

الكامبيوم الوعائي (Vascular Cambium)

غالباً ما يكون الكامبيوم الوعائي أسطوانة رقيقة من الخلايا تحيط بالخشب الابتدائي. وينشأ الكامبيوم في الحزم الوعائية، الكامبيوم الحزمي، من بقية الكامبيوم الأولي بين الخشب التالي واللحاء التالي. والكامبيوم الذي ينشأ في النسيج البرنشيمي بين الحزم يعرف بالكامبيوم البينحزمي (شكل 4-1). وحالما تتكون أسطوانة خلايا الكامبيوم، نجد أن الانقسامات البريكليينية هي السائدة، مكونة أسطوانة اللحاء الثانوي إلى الداخل. وكمية الخشب المتكون في الغالب أكثر من اللحاء. وذلك نتيجة لإحدى التجارب الحديثة، حيث عرضت نباتات أو كالبثوس إلى CO_2 المرقم مع ^{14}C ، الذي يتحد مع الأنسجة الثانوية الحديثة التكوين، مما يشير إلى أن نسبة طبقات الخشب واللحاء الناتجة بواسطة الكامبيوم هي حوالي 4 : 1.

والعوامل البيئية لها تأثير قليل على هذه النسبة ⁵⁴³.

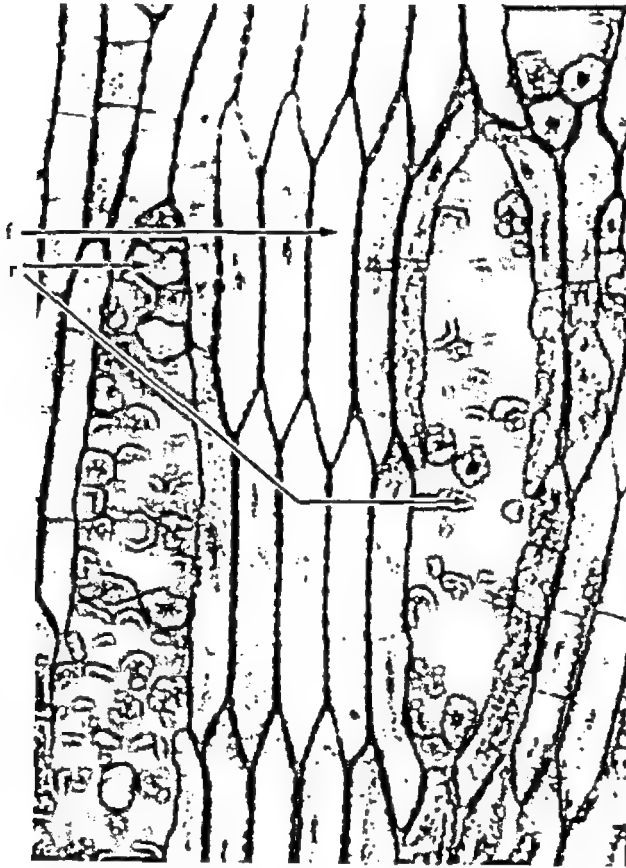
والخلايا الرقيقة - الجدر لها كامبيوم حزمي عالي التحوصل ومن هذه الناحية



(شكل 1-4) قطاع عرضي في ساق البرسيم بعد بداية النمو الثانوي. C - الكامبيوم، ch، كلورنشمية؛
co، كولنشمية على زوايا الساق؛ ifc، الكامبيوم البينحزمي؛ p، اللحاء الثانوي؛ s - الثفر؛ الخشب الثانوي.
(a) 125 x، (b) 200 x.

تختلف عن غالبية الخلايا المرستيمية الأخرى. وفحص خلايا الكامبيوم بواسطة المجهر الإلكتروني يؤكد طبيعة التحوصل العالي. ويوجد الكثير من الريبوسومات والديكتيوسومات، والشبكة الأندوبلازمية المتطورة⁴⁹².

ويتكون الكامبيوم من نوعين من الخلايا، البداءات المغزلية والبداءات الشعاعية. والأخيرة هي في الغالب متساوية الأقطار وتكون النظام القطري للكامبيوم الوعائي، وتتمايز نواتجها كإشعة برنشيمية. وتكون البداءات المغزلية، النظام المحوري للكامبيوم، وهي طويلة جداً في الخط الطولي للساق وهي منشورية الشكل تقريباً (شكل 2-4). وفي بعض الأنواع تترتب البداءات المغزلية في صفوف منتظمة، لها تركيب طباقى، وفي أخرى نجد أن الكامبيوم ليس طباقياً. فإذا كان الكامبيوم طباقياً



(شكل 2-4) مماس القطاع الطولي خلال منطقة الكامبيوم لنبات الخروب أ، البداءات المغزلية: ب، بداءات الأشعة. 300 x.

فسوف يعطي الخشب الطباقى أو خشباً ذا طوابق storied؛ وإذا لم يكن طباقياً، فنجد أن الخشب المتكون غير ذي طوابق.

البداءات المغزلية للكامبيوم لا تخضع للقوانين العادية لانقسام الخلية. وتنقسم في العادة عمودياً، في الخط الطولي، وهكذا تنتهك قانون Errera، على سبيل المثال، مما يؤكد أن الخلية سوف تنقسم بالحد الأدنى لمساحة الجدار. وفي البداء المغزلية، نجد أن المساحة الأدنى للجدار سوف تكون مسترخية (أفقياً). وتحدث الانقسامات التي من هذا النوع أحياناً، أثناء تكوين بداءات الأشعة الإضافية، ولكنها أقل حدوثاً من الانقسامات التي يتجه جدارها عمودياً. إن مثل هذه الانقسامات أساساً بريكلينية، ولكن تحدث بعض الانقسامات الاحديدابية، لكن تحتفظ بالسير مع نمو الساق في المحيط. وفي الانقسامات الطولية يتكون الجدار أولاً في منطقة النواة وينمو ناحية أطراف الخلية، وربما لا يصل إلا بعد فترة بعد الانقسام الفتيلي.

وبالانقسامات البريكلينية للبداءات المغزلية، تنتج ملفات (أو مجموعات) الخلايا المتجهة قطرياً. ناحية الداخل بالنسبة للساق وهذه الخلايا تنقسم لتكون النظام المحوري للخشب الثانوي؛ وتتمايز ناحية الخارج إلى النظام المحوري للحاء. وفي بعض الفصول توجد منطقة واسعة قليلاً من الخلايا غير المتمايزة بين الخشب الثانوي والحاء الثانوي؛ وتكون هذه الخلايا منطقة الكامبيوم، ولكن توجد طبقة واحدة من بداءات الكامبيوم الحقيقي. والخلايا الناتجة بواسطة تمايز بداءات الأشعة كأشعة وعائية برنشيمية. والتركيب الدقيق للبداءات المغزلية والشعاعية للكامبيوم متشابهة⁴⁹². والاساس في الفروق في الحجم والشكل وقدر نواتجها غير معروفين.

وفي السوق التي لها حزم ذات جانبيين، يتكون الكامبيوم فقط بين الخشب والحاء الخارجي، وليس بين الخشب والحاء الداخلي.

وفي النباتات المعمرة نجد أن نشاط الكامبيوم ظاهرة فصلية ويحدث أثناء فترة النمو النشط، بداية الربيع. وفي الطقس المعتدل نجد أن تبادل فترات الفصول النشطة والهامدة للكامبيوم ينتج عنه إنتاج ما يسمى بحلقات النمو أو الحلقات السنوية annual or growth rings للخشب الثانوي والحاء الثانوي ومن حلقات الخشب يمكن حساب عمر الشجرة. حيث إن بعض الأنواع النباتية للونفوتونية sequoiadendron، على سبيل المثال، وجد أن عمرها يصل إلى 300 أو 400 سنة، وبداءات الكامبيوم قادرة على تقطيع الفترات ولكن النشاط الكثير غير محدود تقريباً.

والموت الافتراضي لخلايا الكامبيوم موجهة ناحية توضيح العوامل التي تحفز النشاط الفصلي للكامبيوم الوعائي، ولقد سجل حديثاً اكتشاف مهم. وسيناقش فيما بعد، ولكن أعطيت بعض الاعتبارات أولاً للمادة الأساسية للكامبيوم الوعائي، أي الخشب الثانوي، وتركيبه المتفاوت.

(Wood)

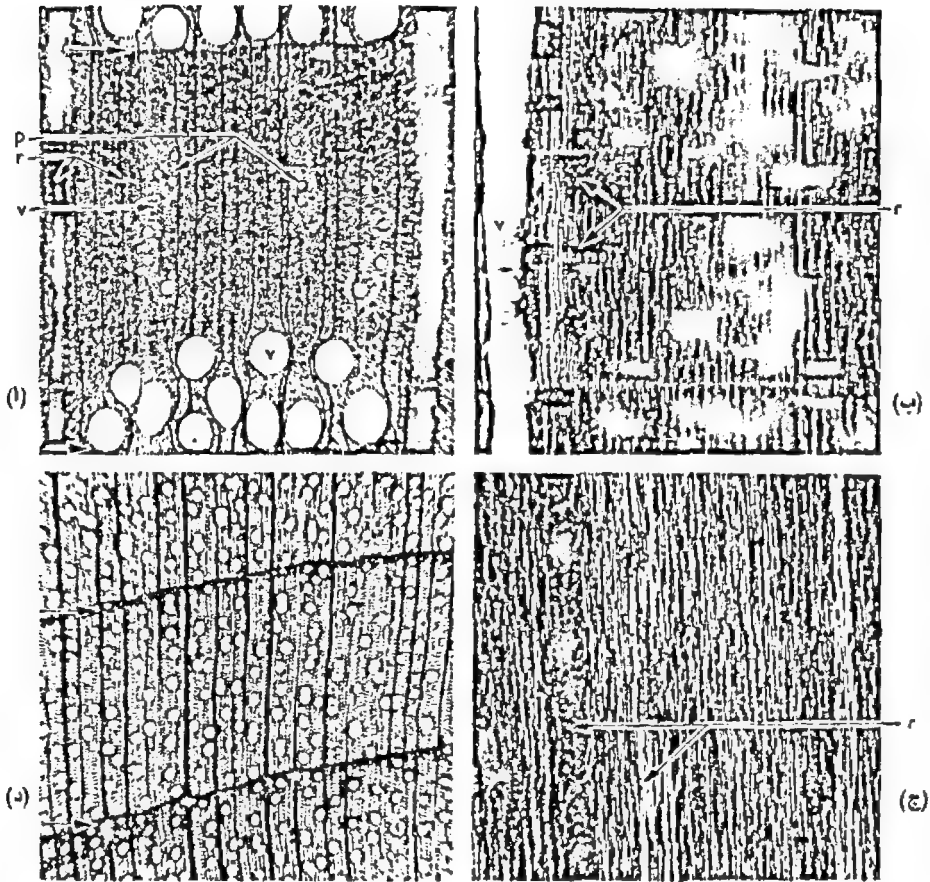
الخشب

يتكون الخشب التجاري في الغالب من الخشب الثانوي، وبذلك يكون نتيجة الكامبيوم الوعائي. ويصنف في الغالب كخشب لين أو ناعم Softwoods. مثل خشب عاريات البذور، والمخروطيات أساساً، والخشب الصلب hardwoods، مثل خشب مغطاة البذور، وأساساً ذوات الفلقتين. ويتكون الخشب اللين من قصيبات، والخشب الصلب من أوعية متعددة.

والخشب الثانوي له أنظمة نسيجية تمر عمودياً وأفقياً في الشجرة. وتتطلب الدراسة الكافية لأنظمة هذه الأنسجة أخذ ثلاثة قطاعات: قطاع عرضي، يمر أفقياً خلال جذع الشجرة، وقطاع طولي قطري يمر عمودياً عبر قطر الشجرة، وقطاع مماس طولي، يمر عمودياً بزاوية قائمة على القطاع الطولي القطري. وفي النظام الأفقي، بالخصوص الأشعة الوعائية، تظهر مختلفة كثيراً في وجهات النظر الثلاث، على سبيل المثال تلك الموضحة في شكل 3-4. والنظام العمودي يتكون من عناصر قصيبية، ألياف وبرنشيمة الخشب المحوري. وخشب معراة البذور لا توجد فيه أوعية (باستثناء Gnetales) ويتكون الخشب من قصيبات، ألياف وبرنشيمة، منتظمة التركيب. وتوجد في الغالب قنوات الإفراز الراتنجية. وللدراسة التفصيلية لمعراة البذور، انظر جزء Bell و Woodcock³⁸ من هذه السلسلة. وفي الخشب الصلب (باستثناء Wenterals الخالية من الأوعية) توجد بالإضافة إلى القصيبات، الخشب أقل انتظاماً.

وكما سبق شرحه، ففي المناطق المعتدلة نجد أن النشاط الفصلي للكامبيوم الوعائي يؤدي إلى تكوين حلقات النمو، وغالباً ما يسمى بالحلقات السنوية، للخشب الثانوي. وفي بعض أجناس مغطاة البذور، مثل البيتولا، نجد أن الأوعية (بعض الأحيان تسمى مسام، خاصة في التجارة) منتظمة الحجم تقريباً خلال الفصل ويوصف الخشب بالانتشار المسام (شكل 3-4 د)؛ وفي أخرى، مثل، البلوط Quercus والمران، نجد أن الأوعية التي تتكون في الجزء المبكر للفصل واسعة القطر بمقارنتها بالأوعية التي تتكون متأخرة. ولذلك تحدث حلقات واسعة الأوعية وحلقات

ضيقة الأوعية، ويقال عن الخشب مسامي الحلقة ring porous (شكل 3-4 أ). ويمكن بسهولة مشاهدة هذه الصور في القطاعات العرضية. وفي الأنواع المسامية الحلقة نجد أن الأوعية الكبيرة يطلق عليها مصطلحات مختلفة، المبكر أو الخشب الربيعي، أما الأوعية الصغيرة القطر متأخرة، الصيفي أو الخشب الخريفي، والاصطلاحات العامة للخشب المبكر والخشب المتأخر سوف تستعمل هنا.



(شكل 3-4) قطاعات الخشب الثانوي. (أ) قطاع عرضي. وقطاع طولي يمين وقطاع طولي يسار على الترتيب لحلقات الخشب المسامي لنبات البلوط. الأوعية (v) تختلف كثيراً في الحجم في الخشب المبكر والآخر. (د) قطاع عرضي لخشب الانتشار المسامي لنبات القيقب (v) منتظمة الحجم كل النمو السنوي. p، خشب برنشيعة؛ r، أشعة (تختلف كثيراً في الحجم)؛ v، وعاء. من الأشكال. (أ) و (د) الصفوف الانقية على اليسار تعين النمو الفصلي. كلها $40 \times$.

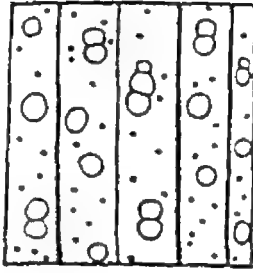
وعلى الرغم من أن عدد حلقات النمو في الشجرة يعطينا دليلاً تقريبياً لعمر الشجرة، فهو ليس دائماً دقيقاً بسبب حلقات النمو الكاذب التي ربما تتكون في الفصل الواحد نتيجة النمو المفاجيء، أو الجفاف أو الصقيع. وحتى في الأنواع النباتية نفسها فإن متوسط عرض حلقة النمو ربما يتفاوت كثيراً طبقاً لحالة النمو؛ وفي نبات *Picea sitchensis* تحدث الاختلافات بين 0.1 ملليمتر إلى حوالي 100 مرة أو أكثر من هذا العرض ²⁷⁴.

وكمية برنشيمة الخشب في النظام الوعائي مختلفة كثيراً؛ وغالباً ما تحتوي الخلايا على النشا أو بلورات. والخشب يمكن أن يصنف طبقاً لتنظيم البرنشيمة المحورية بالنسبة للأوعية. وتتزامن برنشيمة القصيبة الشاذة *paratracheal* طوبوغرافياً مع عناصر الوعاء أو القصيبات؛ وبرنشيمة القصيبة القرية *apotracheal* لا تتزامن مع عناصر القصيبة. بالإضافة إلى أنه يوجد *racheal paranchyma* تنظيم ثالث، تحدث فيه البرنشيمة أساساً عند بداية أو نهاية نمو الحلقة ويعرف بالبرنشيمة الحدودية *boundary paranchyma* ²⁷⁴. وبرنشيمة القصيبة القرية ربما توجد كأشرطة معزولة للبرنشيمة المحورية (تنتشر) أوفى في حزم تنتظم تماسياً (القصيبة البعيدة). وبرنشيمة القصيبة الشاذة ربما أيضاً تقسم إلى عدة أنواع: على سبيل المثال، ربما تحيط بعناصر القصيبة (الوعائي المركزي)، وربما يمتد جانبياً كأجنحة (جناحي)، أو ربما تكون على شكل الحزم الواسعة. وبعض هذه التنظيمات موضحة تخطيطياً في شكل 4-4.

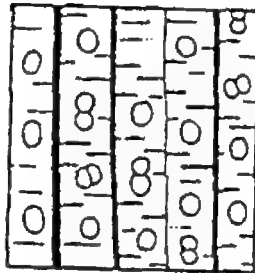
وفي بعض أنواع الخشب يمكن تمييز الخشب الرخو والخشب الصميمي. فالخشب الرخو *Sapwood* لا يزال نشطاً كخشب خارجي، وفيه الخلايا البرنشيمية لا تزال حية. وأما الخشب الصميمي *Heart wood* فلا يزال هو الخشب الداخلي، وغالباً ما يكون غير نشط وميت. وكثيراً ما يكون لونه غامقاً بواسطة الصمغ والتأينيات والراتنجات الخ. وعلى الرغم من أن كل خلايا الخشب الصميمي غالباً ما تعتبر ميتة، ففي الخشب الأحمر (*Sequoia sempervirens*) وجد أن خلايا البرنشيمة الشعاعية ربما تبقى حية لمدة 100 سنة، بعد أن تكون جزءاً من الخشب الصميمي ²⁷⁴. والعناصر القصيبية غير النشطة للخشب الصميمي غالباً ما تصبح مقفولة جزئياً أو كلياً بواسطة التيلوز *Tyloses*، والنمو نحو الداخل للخلايا البرنشيمية المجاورة خلال النقر إلى تجويف عنصر الوعاء. وتوجد التيلوزات بكثرة في خشب البلوط والمران (شكل 4-5).

ويشتمل النظام الوعائي على الأشعة، وتسمى في بعض الأحيان الأشعة الوعائية،

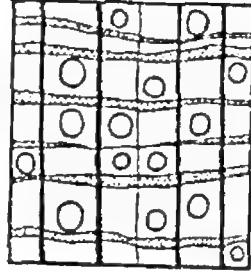
الفصية القريبة



منتشرة

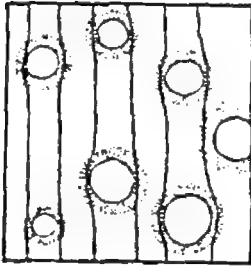


مجموعة منتشرة

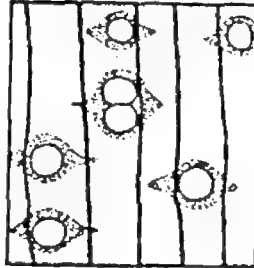


متمركزة

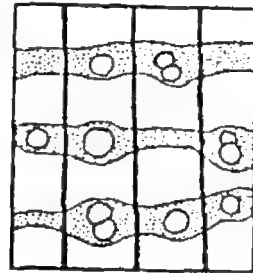
الفصية الشاذة



وعائي مركزي

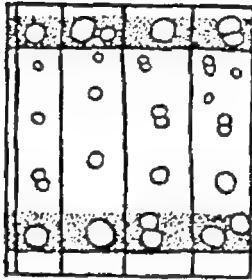


جفاحي

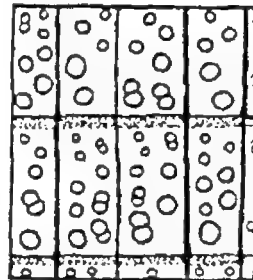


مقترن شريطي

حدودي



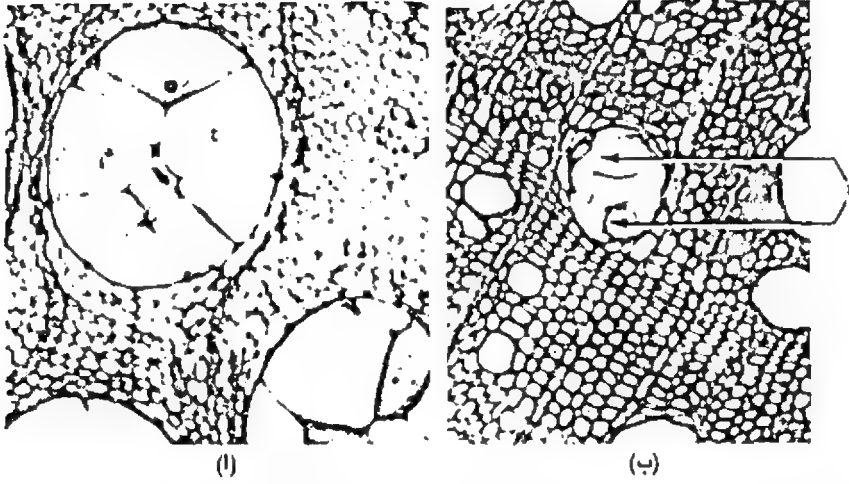
ابتدائي



انتهائي

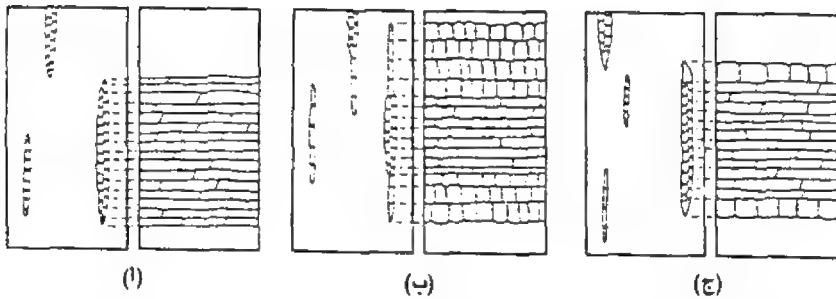
(شكل 4-4) تنظيم البرنشيمية الإبطية في الخشب الثانوي للاخشاب الصلبة، كما ترى في القطاع العرضي. البرنشيمية ممثلة بواسطة مساحات النقاط باستثناء الرسومات الأولى والثانية، فإنها موضحة كبقع معزولة وخطوط طولية على الترتيب.

(From Jane, ²⁷⁴ part of Fig.58, p.115).



(شكل 5-4) التيلوز (أ) في خشب (أ) البلوط (ب) الخرنوب كما يرى في القطاع العرضي. (a) $\times 100$:
(b) $\times 200$.

وتشتق من بداءات الكامبيوم الوعائي. وفي قوالب الخشب المقطوعة أفقياً يمكن مشاهدة الأشعة كخطوط دقيقة تشع من مركز الشجرة. وترى بالعين المجردة في القطاع العرضي والطولي القطري والمماس الطولي (شكل 4-6)، وكل هذه القطاعات



(شكل 4-6) أنواع الأشعة في الأخشاب الصلبة، كما ترى في القطاع الطولي (يسار) والقطاع الطولي (يمين). (أ) خليط؛ ليست تماماً أحادية التسلسل؛ (ب) متباينة، تتكون الأشعة الأحادية التسلسل من خلايا قائمة، الأشعة الأحادية التسلسل وبها ذيل أحادية التسلسل ويصل طولها مثل أو أطول من الأشعة العديدة التسلسل. تتكون الذيل الأحادية التسلسل من خلايا قائمة (حافية). (ج) متباينة، الأشعة الأحادية التسلسل نوعان، يتكون بعضها فقط من خلايا منبسطة، والبعض من الخلايا القائمة. الأشعة العديدة التسلسل مربعة وخلايا قائمة.

(From Jane, ²⁷⁴ part of Fig.62, p.122).

مطلوبة لكي يتم فهم تركيبها. ومبدئياً، على الأقل، تتكون الأشعة من خلايا برنشيمية حية، وتعمل في التخزين والتهوية. والأشعة ربما يكون عرضها خلية واحدة فقط (وحيدة التسلسل Uniseriate) أو يكون عرضها عدة خلايا (عديدة التسلسل multiseriate)، الصورة التي يمكن مشاهدتها في القطاع المماس الطولي. وهذه القطاعات توضح أيضاً ما إذا كانت الأشعة ذات طبقات، تحدث في الصفوف الأفقية، أو لا تحتوي على طوابق، في ترتيب عشوائي أكثر انتظاماً (شكل 4-6 ح). وكما سبق شرحه، هذا نتيجة الكامبيوم ذي الطوابق والذي لا يحتوي على طوابق. والأشعة ربما تتكون من نوع واحد فقط من الخلايا (المتجانسة أو متجانسة الخلايا)، أو أكثر من نوع واحد (متغايرة أو متغايرة الخلايا). والخلايا كثيراً ما تكون طويلة في الخط القطري، وبذلك أعطيت اسم خلايا الأشعة المنبطحة Procumbent. والخلايا الشعاعية الممتدة عمودياً أقل شيوعاً وتعرف بالخلايا العمودية upright؛ وهي موجودة، وتوجد هذه الخلايا من حواف الأشعة (شكل 4-6).

وهذه الصور وغيرها من الخشب الثانوي تستعمل في التعرف على الخشب، وهذا مهم في الصناعة وفي حقول الصيدلية وعلم الجريمة، والصور المجهرية الصغيرة جداً، مثل تركيبات النبات الأخرى، ربما تبرهن على أهمية فهم الجناة؛ والخشب أحد المواد التي تترك، أو تؤخذ عفوياً بعيداً، مشهد الجريمة³⁶⁸. والتعرف على الخشب يتطلب مستوى عالياً من المهارة في تشريح النبات. والخشب قيم، لتنوعه وخاصة في شكله، في الصناعة والاستعمال المنزلي؛ وللدرجة العالية من تجانس الأخشاب الناعمة كان الخشب أحد الأسباب التي لها قيمة عالية في صناعة الورق.

العوامل التي تؤثر على نشاط الكامبيوم

(Factors affecting activity of the cambium)

تؤثر العوامل البيئية المختلفة على نشاط الكامبيوم؛ والكثير من هذه العوامل لها أسس فصلية. على سبيل المثال، في الخرنوب الأسود ربما يتأثر نشاط الكامبيوم بواسطة طول النهار⁵⁷⁰، أو بواسطة درجة الحرارة⁵⁴¹. الطول يؤثر على نوع الخشب المتكون بواسطة الكامبيوم؛ وفي النهار القصير يتأثر فقط الخشب المتأخر، المتمثل في تكوين أوعية قليلة وصغيرة القطر أو بدونها. وفي النهار الطويل، يتكون الخشب المبكر الذي يحتوي على أوعية كثيرة وكبيرة، مهما كانت درجة الحرارة عالية أو منخفضة.

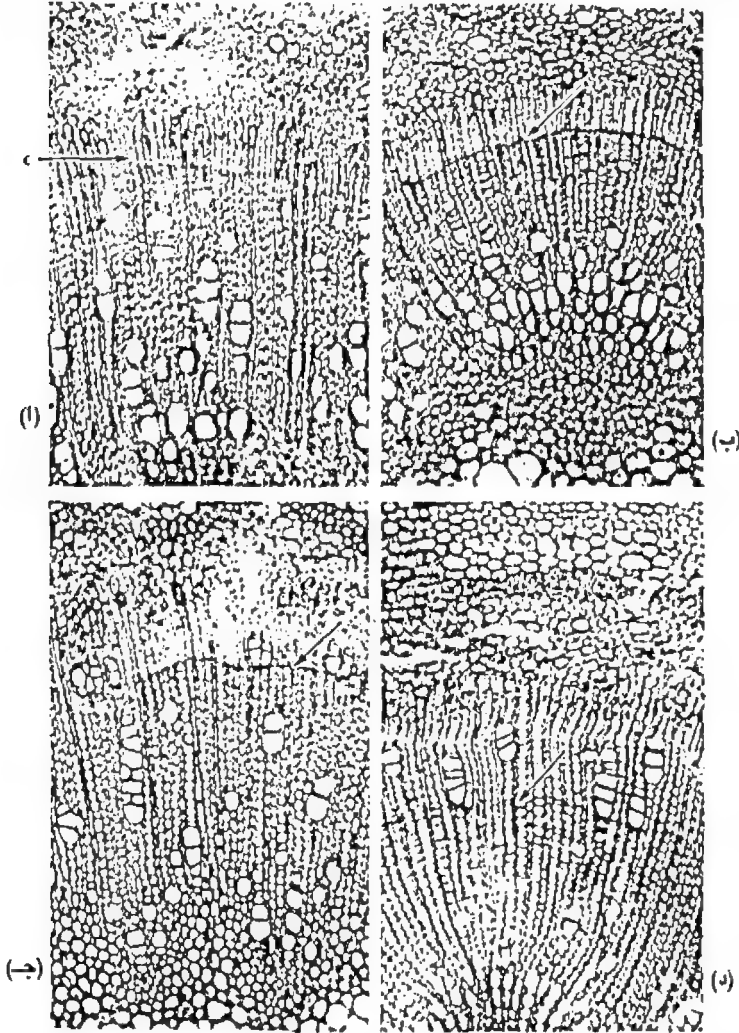
وفي المخروطيات، نجد أن قطر القصيبات الناتجة بواسطة الكامبيوم يتأثر أيضاً بواسطة طول النهار. ولكن يعتقد أن هذه التأثيرات ما هي إلا نتيجة ثانوية لتأثيرات طول النهار على النمو³²⁵. وفي النهار الطويل استطالة الأوراق الإبرية، بدون شك تتزامن مع إنتاج الأكسين، الذي يحفزها وتتكون القصيبات الواسعة القطر (الخشب المبكر). وفي النهار القصير تتكون القصيبات الضيقة القطر، ولكن إذا أعطيت إضاءة منخفضة الشدة أثناء فترة الظلام تتكون قصيبات واسعة القطر، مما يشير إلى أن استجابة النمو التي تنعكس على قطر القصيبات في الظاهرة الحقيقية للدورة الضوئية³²⁶.

وتربط الأكسين كوسيط في هذه الظاهرة قد درس بإضافة أ ح خ إلى السطح المقطوع لنباتات الصنوبر المقطوعة الرأس والموجودة تحت ظروف النهار القصير. وفي النباتات المعاملة يتبع تكوين منطقة الخشب المبكر تكوين الخشب المتأخر العادي للنباتات الموضوعة تحت النهار القصير. وعكسياً، فإن النباتات الموضوعة تحت النهار الطويل والمعاملة بمضادات الأكسين حامض ثلاثي - أيودوبنزويك تتكون منطقة من القصيبات الضيقة القطر³²⁶. وفي الخرنوب الأسود، أيضاً، يتكون بعض الخشب المتأخر حتى في النهار القصير في البادرات المعاملة بحامض ثلاثي - إيدوبنزويك⁵⁴¹. وتشير دراسات الخرنوب الأخرى¹⁴⁹ إلى أن الخشب المبكر يتكون بمستويات عالية من أ ح خ، والخشب المتأخر بمستويات منخفضة. وهكذا نجد أن هذه النتائج كلها مؤكدة.

ولقد كان معروفاً منذ سنوات أن الأكسين يمكن أن يحفز نشاط الأكسين. وفي 1935 أوضح Snow⁴⁸³ أن نمو الكامبيوم يحفز في بادرات عباد الشمس المقطوعة الرأس بإضافة الأكسين، واستنتج أن الهرمون من المحتمل أن يتكون بواسطة الأوراق النامية الفتية. ومنذ سبعين سنة مضت أوضح Jost²⁹⁶ أن نمو الكامبيوم يثبط أو يمنع في الغصون المجردة من البراعم.

ويمكن إجراء بعض التجارب الحديثة الهامة بسهولة في المعمل (انظر الملحق ص 309)، والتي أوضحت تفاعل المواد الهرمونية المختلفة في التحكم في نشاط الكامبيوم. إذا كان طول حلقات الخشب لنباتات الفلقتين، على سبيل المثال الحور خالٍ من البراعم قبل حدوث تفتح البرعم في الربيع، وبعبارة اللانولين المضافة إلى سطح القمة المقطوع، نجد أن النشاط الفصلي للكامبيوم لا يسترجع إذا أضيف أندول حامض الخليك في عجينة اللانولين، وتتحفز بعض الانقسامات للكامبيوم وبعض التمايز واللجنة تأخذ مجراه. وإذا أضيف حامض الجبرليك بدلاً من

أ ح خ، فإنه يحفز سرعة انقسام الكامبيوم، ولكن عناصر قليلة تصبح ملجننة. وإذا أضيف الإيثان، فإننا نجد أن انقسام الكامبيوم يحفز ويحدث كذلك التمايز العادي النسبي للخشب الثانوي وعناصر اللحاء.^{566 و 568} وهذه الاكتشافات موضحة في شكل 4-7.



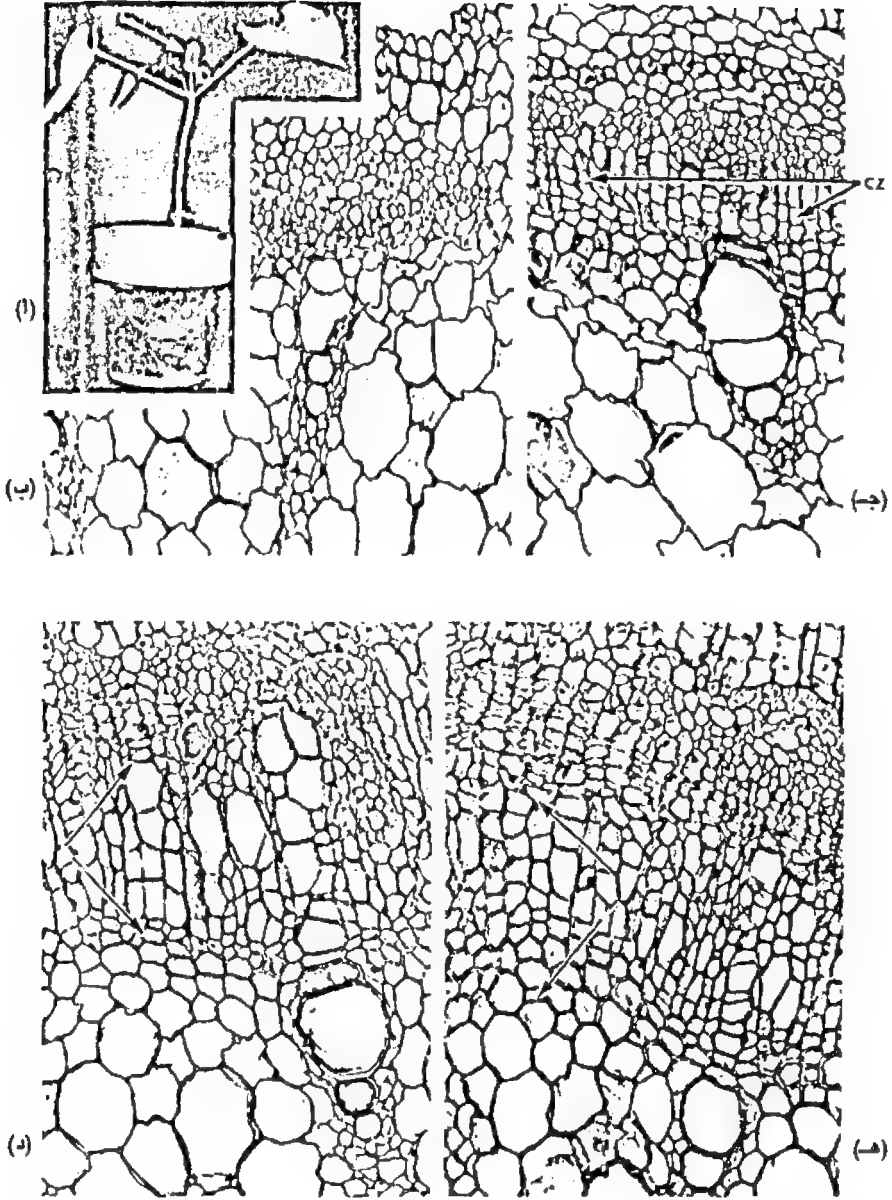
(شكل 4-7) تأثيرات إضافة المواد المختلفة للغصون الخالية من البراعم لنبات القيقب (انظر الملحق، ص 293). (أ) الكنترول، لانولين فقط؛ منطقة الكامبيا (c) واضح ولكن القليل من الأنسجة قد تكونت. (ب) المعاملة بالجبرلين؛ واسعة قليلاً، منطقة الكامبيا الموجودة غير ملجننة. (ج) أ ح خ؛ حدوث بعض اللجننة لعناصر الخشب الثانوي (د) ج أ و أ ح ح معاً؛ تمايز منطقة واسعة للخشب الثانوي: من (ب) - (د) تشير الأسهم إلى بداية النمو الجديد. (ب) - (د) من Digby و Waring⁵⁶⁸ شكل 1، ص 325.

(Copyright Academic press); (a) by courtesy of professor P.F. Waring).

والاختلافات في هذه التجربة، والتي فيها المادة أسهل للقطع باليد، يمكن إجراؤها في الفاصوليا (انظر الملحق ص 379). ومواد النمو تضاف إلى السلمية المناسبة للنبات المقطوع الرأس (شكل 4-18)، عند تركيز 10 مليجرام في الأجار، في كبسولات الشعاع البلاستيكية (هذه الكبسولات تستعمل في طمر المادة للمجهر الإلكتروني). والسلميات المنتقة للمعاملة يجب ألا يكون لها نشاط كامبيوم في بداية التجربة. ونتائج التجربة تتشابه أساساً مع نتائج التجارب التي أجريت على سوق الخشب، أي أن إضافة أ ح خ و ح أ ينتج عنه نسبياً تكوين عادي للانسجة الثانوية (شكل 4-8). وفي هذه التجارب تحفز منطقة الكامبيوم لتتكون وتصبح نشطة، بدلاً من أن يعاد نشاطها بعد فترة السكون، كما في عقل الخشب.

ولقد أكدت التجارب الأخرى، باستعمال الفلقتين وعاريات البذور، أن تأثير أندول حامض الخليك محفز على الكامبيوم²². وتقترح هذه النتائج أن البراعم النشطة النمو للغصن المتصل من المحتمل أن تنتج تركيزات مناسبة من أ ح خ و ح أ. وبعض التجارب الحديثة تعطينا أدلة إضافية ذات طبيعة هامة.

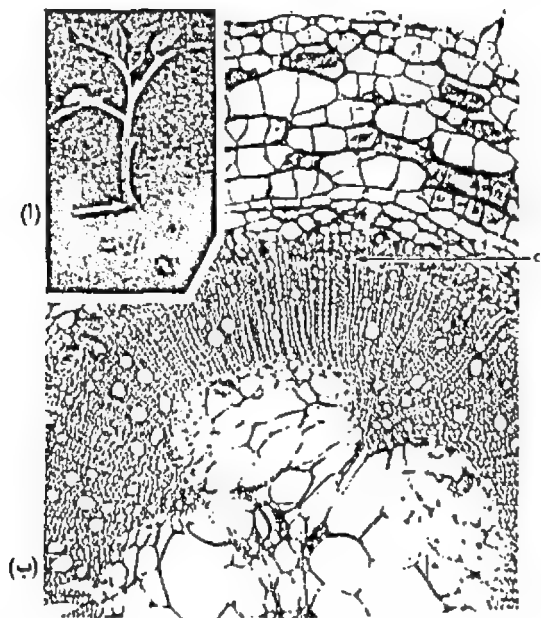
أغصان الخشب الخالية من البراعم للحدود والعنب تعامل، كما سبق، بالجبرلين وأ ح خ في عجينة اللانولين، ولكن الكميات النسبية لهذه المواد متفاوتة. وقد وجد أن مصير نواتج الكامبيوم يمكن التحكم فيه، على الأقل إلى حد ما، بتفاوت النسب. والانتاج الأمثل للخشب هو الذي يحدث بالتركيز العالي لأندول حامض الخليك والتركيز المنخفض لحامض الجبرليك، بينما نجد أن تكوين وتمايز اللحاء يحفز بالتركيز المنخفض لأندول حامض الخليك والتركيز العالي لحامض الجبرليك¹⁴³. والتوازن بين مواد النمو المختلفة ربما يؤثر على المركز المحدد للتكوين والتمايز المتلاحق لمستقات الكامبيوم. لقد دعمت هذه الاكتشافات بالدراسات التي أجريت على كل من سوق البتولا وشجرة السماء *Ailanthus* فمستويات الأكسين انخفضت في النهار القصير، وفي شجرة السماء وليس في البتولا، نجد أن مستويات الجبرلين تبقى ثابتة ويستمر تكوين اللحاء الثانوي بوضوح بعد توقف إنتاج الخشب الثانوي. وأجريت استخلاصات مختلفة المستويات لمنطقة الكامبيوم في الأنواع النباتية ذات المسام الحلقية والمسام المنتشرة في الشجرة، كما عملت كروماتوغرام واختبرت إحيائياً¹⁴⁴. وفي الشجرة المسامية الانتشار، نلاحظ عدم وجود مثيرات النمو في منطقة الكامبيوم قبل انتفاخ البراعم؛ وفي هذا الوقت، عندما يسترجع نشاط الكامبيوم، نجد أن منحدر الأكسين موجود من المستويات العالية في الشجرة إلى المستويات المنخفضة؛ وفي ما بعد فإن الأكسين موجود في كل المستويات ويحدث أيضاً نشاط الكامبيوم خلال كل الشجرة. وفي الأنواع المسام الحلقية نلاحظ وجود



(شكل 4-8) تأثيرات اضافة الهرمونات المختلفة في الاجار إلى النباتات المقطوعة الرأس لنبات الفاصوليا (انظر الملحق، ص 309). (ا) النبات المعامل، $C \times \frac{3}{16}$. (ب) - (د) قطاع عرضي للسليبيات المعاملة 7 ايام بعد المعاملة. (ب) الكنترول، اجار فقط. توجد الانسجة الوعائية الابتدائية فقط؛ الحزمة الوعائية موضحة. (ج) ح 1، حفز نشاط الكامبيا، ولكن يوجد تمايزاً قليلاً لنواتج (C2)، (د) ح 1 غ. تتمايز كمية هائلة من الخشب الثانوي (المعلم بالاسهم). (هـ) ح 1 و 1 غ تمايزت كمية هائلة من الخشب الثانوي (المعلم بالاسهم)، وتوجد أيضاً مشتقات الكامبيا على جانب اللحاء للكامبيوم. (ب) - (هـ) $150 \times$.

مثيرات النمو (من المحتمل نذائر الأكسين) قبل انتفاخ البرعم. هذا النذير من المحتمل أن يتحول إلى أكسين على كل المستويات، ويسترجع نشاط الكامبيوم أيضاً في وقت واحد على كل المستويات. ويمكن إظهار علاقة دقيقة إلى حد ما بين نشاط الكامبيوم ووجود الأكسين الداخلي.

ومن هذه الناحية، فإن بعض التجارب التي استعملت فيها الطفرة المخفضة، تكون هيئة متجانسة رمحية للطماطم، وتعتبر مهمة. والطفرة المختصرة تنمو كأسطوانة خضراء يصل طولها إلى حوالي 2 أو 3 بوصات، ولا تنتج أوراقاً. ويصبح غصن المرستيم القمي برنشيمياً عند الطور المبكر من النمو. ويتطور الساق أو السويقة تحت الفلقية، من هذه الطفرة إلى نظام وعائي ابتدائي، يحدث فيها تكاثر هائل⁷⁸، ولكن لا تمتلك أي كامبيوم أو نمو ثانوي. إذا طعمت، قمة غصن، طماطم ورقي عادي، على سويقة تحت فلقية مقطوعة الرأس للطماطم المختصر، ويحفز الكامبيوم الوعائي على التكوين في الطفرة وهذا يكون نسيجاً ثانوياً وثيراً (شكل 9-4)⁷⁹. وهكذا يجب أن تمتلك الطفرة الجينات الضرورية لتكوين نشاط الكامبيوم



(شكل 9-4) (أ) تطعيم الطماطم العادي على الطماطم المختزل 18 يوماً بعد التطعيم. الطعم الموحد موضح بالسهم. 1 x. (ب) قطاع عرضي للسويقة تحت الفلقية لطفرة الطماطم المختزل الذي يعمل كجذع لقمة غصن الطماطم العادي لمدة 12 أسبوعاً. الكامبيوم الوعائي (ca) وكمية هائلة من النسيج الوعائي الثانوي حفزت على النمو. 50 x.

(From Caruso and Cutter, ⁷⁹ Figs.10 and 15, pp.425 and 427).

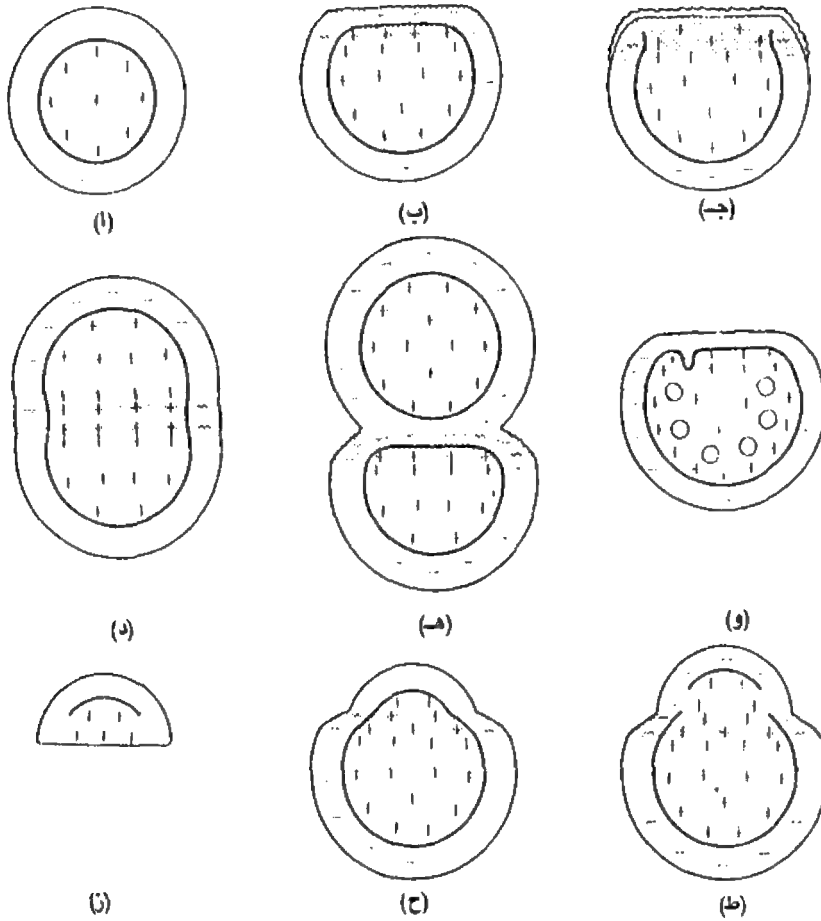
الوعائي، ولكن لا يمكن التعبير عن هذا في النمو أو التطور العادي. ومن المحتمل أن التكوين والنمو النشط للكامبيوم يحفزان بواسطة الهرمونات الناتجة بواسطة مُسَلِّج الطماطم العادي.

ومن المحتمل أن السيتوكينينات، تعمل في الغالب على تحفيز انقسام الخلية، وربما أيضاً تؤثر على نشاط الكامبيوم. وفي المزارع المعلقة للخلية المشتقة من كامبيوم القيقب، والكيبتين يزيد من عدد الخلايا. ويحدث المعدل العالي لانقسام الخلية في وجود 1 ح خ و 1 والكيبتين معاً¹⁴⁵. وفي القطع المعزولة لسوق البازلاء المقصورة، أيضاً، نجد أن الكيبتين يحفز كثيراً نشاط الكامبيوم والكثير من خشب ثانوي عادي⁴⁸⁸.

إن بعض نتائج التجارب على تجديد الكامبيوم ترسخ أيضاً بعض الحالات الضرورية للتكوين والنمو النشط لهذا النسيج. وفي الكثير من السوق المجروحة أو المشقوق، سوف يتجدد الكامبيوم من برنشيمة الأنسجة الأساسية وتم الحلقة المتصلة (ليس ضرورياً أن تكون حلقة) للكامبيوم الوعائي (شكل 4-10 ب).

النظريات التي وضعت لشرح هذه الحالات أكدت أهمية (1) تكوين الكامبيوم مواز للسطح الحر وتحت، و (2) إزعاج حلقة الكامبيوم الأصلية (الاسطوانة)، يميل الكامبيوم المتجدد إلى تكوين حلقة مقفولة. ولقد تم الحصول على نتائج حديثة يصعب شرحها بالنسبة إلى هذه النظرية أو إلى افتراض تحفيز المنحدر الذي اقترح⁵⁷². ويعتقد أن بعض العوامل، ذات الطبيعة غير المعروفة، يميل لينهض عمودياً للسطح المعرض للسوق المجروحة. وفي شكل 4-10 العلامة - تشير إلى مستوى العامل القريب من السطح المعرض، + والمستوى بعيداً عن السطح؛ والكامبيوم سوف يتكون عند نقطة على المنحدر الواقع بين - و +، حيث إن العامل يكون على مستوى مناسب، وفي تلك النقطة فقط. واتجاه المنحدر، على هذا الافتراض، يحدد اتجاه مشتقات الكامبيوم، ويتكون اللحاء الثانوي إلى الجانب - والخشب إلى الجانب + للكامبيوم. وحالما يتميز الكامبيوم والأنسجة الوعائية الثانوية، ومن المسلم به أن ذلك المستوى للعامل مثبت في خلاياه وهذا يميل إلى تحفيز مشابه للمستويات في الأنسجة المجاورة. والأهمية المحتملة للمنحدرات الأفقية القابلة للمقارنة في تمايز الكامبيوم الأولى نوقشت في الفصل السابق.

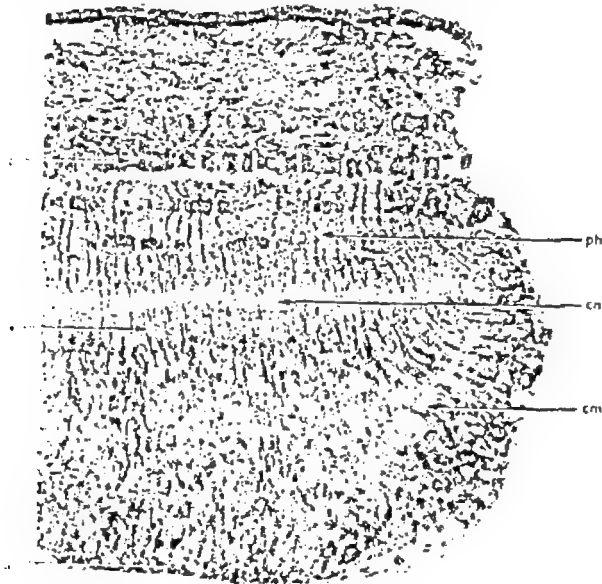
ومن المحتمل تقديم نتائج التجارب المختلفة التي قطعت فيها السوق وطعمت معاً (شكل 4-10 د هـ) بالنسبة إلى افتراض منحدر الحت. حيث ساعدت في تفسير التكوين العرضي للكامبيوم الداخلي في السوق المجروحة بلحاء داخلي، على سبيل



(شكل 10-4) تجارب على إعادة تنظيم الكامبيوم، فسرت بالنسبة إلى افتراض حث المنحدرات. انظر الكتاب. تحيل خلايا الكامبيا إلى تكوين عند المستوى المتوسط بين - و +. النسيج المتجدد رسم بالتنقيط. (ا) نمط المنحدر الافتراض في الساق قبل العملية. (ب) تأثير قطع حوالي ثلث الساق؛ يتكون منحدرًا جديدًا - إلى + يحفز تحت سطح القطع، ويتجدد الكامبيوم لتكتمل حلقة الكامبيا المبعثرة. (ج) إذا غطى نفس الجرح بالفازلين، يمنع التأثير السطحي، و - المستوي المنحدر غير موجود ويفشل تحديد الكامبيا إلى أي حد. (د) تأثير شطر الساق وحزم النصفين معاً؛ التأثير السطحي غير موجود في منطقة النسيج المتجدد. والعديد من الكامبيوم يتجدد لاكتمال الحلقة. (هـ) تأثير تطعيم الساق المقطوع وأخر كشط أو قطع سطحياً وبذلك لم يتبعثر الكامبيوم؛ وكنتيجة لمستويات - و + العوامل تصبح متصلة ويتجدد الكامبيوم بينها، وبذلك تكتمل حلقة الكامبيا في الساق المقطوعة. (و) نمط المنحدرات في ساق العائلة البازتجانية الذي تجدد بعد الجرح؛ دوائر صغيرة تشير إلى اللحاء الداخلي، (ز) نمط الظهر بطني للمنحدر الافتراضي في العنق قبل العملية. (ح) قطع العنق / ساق يصل التطعيم بعد تجديد لاكتمال حلقة الكامبيا. (ط) العنق المكشوط / الساق يصل التطعيم بعد التجديد؛ يفشل الكامبيوم في التجديد خلال النسيج الأساسي للعنق، ولا تتكون الحلقة المتصلة.

(From Warren Wilson, J. and P.M. ⁵⁷², Figs 4c, e, p-70; Warren Wilson P.M. and J., Fig.6a, p.113; and Warren Wilson P.M. and J., ⁵⁷⁴ Fig 6a- F., p.13).

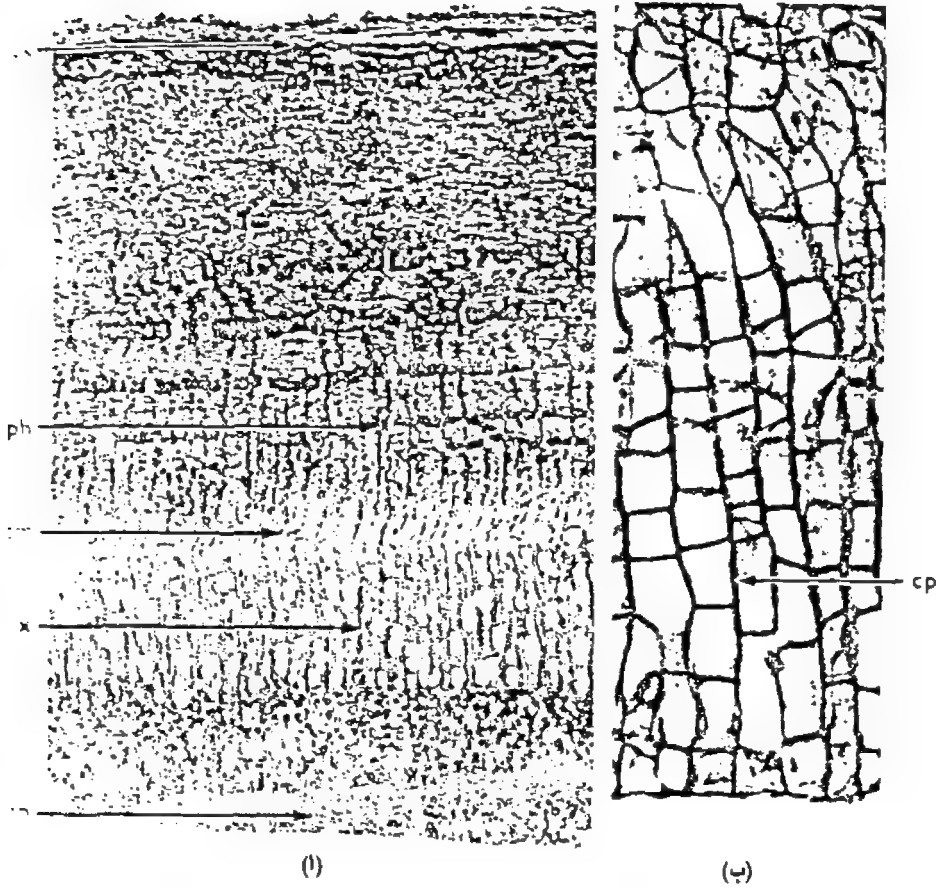
المثال، العائلة الباذنجانية والجرسية (شكل 4-10 و) ⁵⁷³. والسوق التي يتكون فيها الكامبيوم في النمو العادي توصف فيما بعد في هذا الفصل. وفي التجارب اللاحقة والتي طعمت فيها الأعناق إلى السوق تشير إلى أن العنق يتصرف مثل نصف الساق بالنسبة لاحتمال المنحدرات (شكل 4-10 ز - ط). وخلايا النسيج الأساسي للعنق غير قادرة على تكوين بداءات الكامبيوم أثناء التجديد ⁵⁷⁴. وأثناء النمو العادي للساق الكامبيوم الوعائي عبارة عن نسيج داخلي وربما يتوقف ويتعرض إلى ضغط من الأنسجة المجاورة. والأهمية الواضحة لهذا الضغط في التحكم في الوظيفة العادية للكامبيوم قد درست بواسطة بعض التجارب الهامة التي أجريت على عاريات البذور، الصنوبر، ومغطاة البذور، الحور. وانطلقت أشرطة الخشب من الشجرة بواسطة القطع، ولكن تركت متصلة عند نهاية القمة؛ وأغلقت بواسطة البولتين لتقليل الجفاف. ولقد تكونت دثارة من كالاس غير متميز على الجانب الداخلي للأشرطة الحرة للنسيج، والخلايا الشعاعية تصبح الأولى في التوالد. وفيما بعد ينتظم الكالاس جزئياً في صفوف قطرية من الخلايا. كما في تجارب شق السوق التي سبق شرحها، حيث يتكون كامبيوم جديد تدريجياً، مكملاً لحلقة الكامبيوم التي تعطي الخشب الثانوي واللحاء الثانوي العاديين (شكل 4-11). وفي أشرطة مشابهة للقلب



(شكل 4-11) قطاع عرضي لشريط قلب الحور 21 يوماً بعد معاملة الشريط من الشجرة. تكونت وسادة الكالاس وتمايز كامبيوم جديد (cm) قرب سطح الماس. cm، الكامبيوم الأصلي؛ cm، كامبيوم حديث التمايز؛ pf الياف اللحاء؛ p9، الكامبيوم الفليني؛ ph، اللحاء؛ x، الخشب $\times 27$.

(From Brown and Sax, ⁸⁸ Fig. 8, p.686).

التي تعرضت للضغط بربطهم إلى الشجرة بحزم التطعيم أو بطريقة أخرى، يقوم الكامبيوم بوظائفه العادية في الغالب من البداية ولا تتكون وسادة الكالاس⁶⁶. وفي المزرعة المعقمة، نجد أن الكامبيوم من النباتات التي تتوالد عادياً لتكون كالاساً غير منتظم يمكن أن يمنع من التوالد بوضعه تحت الضغط⁶⁵. ويتضح أن ضغط الأنسجة المجاورة يعتبر عاملاً يستخدم في الوظائف العادية للكامبيوم الوعائي (شكل 12-4).



(شكل 12-4) قطاع عرضي لشريط قلف الحور المنطلق من الضغط لمدة 14 يوماً، ومن ثم ارتبطت تحت الضغط لمدة 30 يوماً آخر. الخلايا في وسادة الكالاس (cp) توجيهها توجيهاً أكثر انتظاماً وتكونت كمية هائلة من الخشب الثانوي. ck، الفلين، cm، كامبيوم، ph، لحاء؛ x، خشب قارن شكل 11-4، (1) x 23، (ب) x 185.

(From Brown, ⁶⁶ parts of Figs. 17 and 18, p.690).

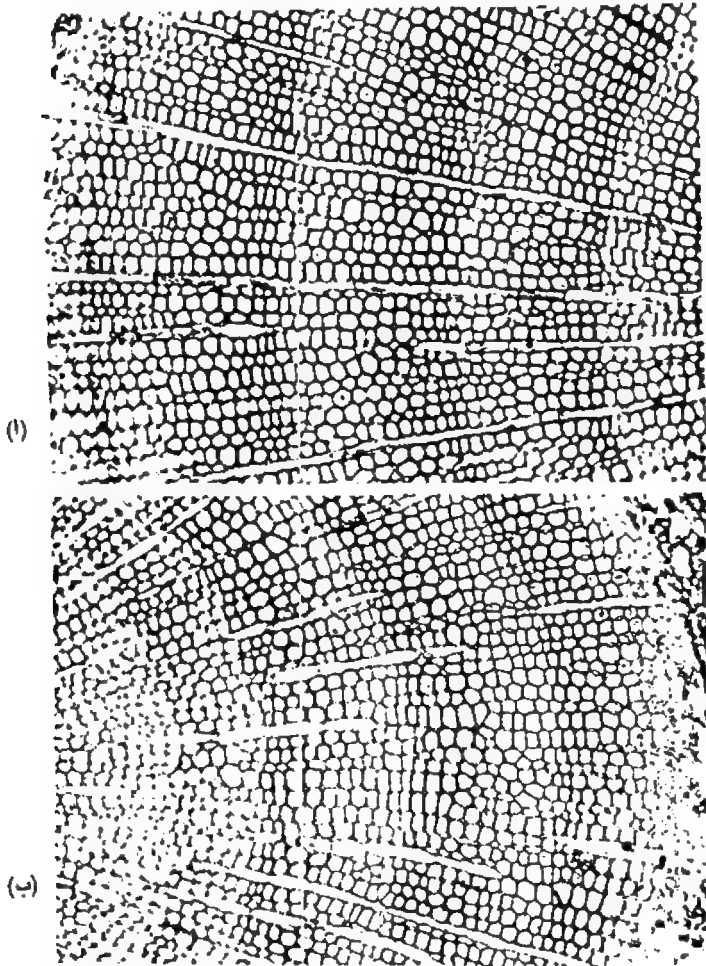
يختلف الخشب نوعاً ما في التركيب عن العادي ويتكون في بعض الأحيان على الجوانب السفلية لفروع عاريات البذور (الخشب المضغوط Compression wood) والجانب العلوي للفروع في مظاة البذور (خشب الشد Tension wood). والخشب المضغوط وخشب الشد كلاهما يشملهما اصطلاح خشب التفاعل. كل هذه الاصطلاحات قد تكونت بسبب الاعتقاد أن الخشب يتكون كتفاعل إلى قوى الضغط أو الشد الناتج عن موضع الفرع بالنسبة إلى الجاذبية. ولقد أوضحت التجارب المتعددة الأدوار التي تلعبها الجاذبية وبواسطة الأكسجين في تكوين هذه الاستجابات، وساهمت في توسيع فهمنا لوظائف الكامبيوم الوعائي.

إن الفروع التي تمتلك خشب التفاعل لها خشب ثانوي مركزي ولحاء، مما يشير إلى وجوب استخدام الفرق الحقيقي في نشاط الكامبيوم في المناطق المختلفة للساق. ففي بعض الصور التي هي نموذج لخشب التفاعل، وفي المخروطيات نجد أن قصيبات الخشب المضغوط دائرية بدلاً من القصيبات التي تتكون من زوايا في القطاع العرضي، وتوجد مسافات بينخلوية بينها. ولها محتوى منخفض من السيليولوز وكمية عالية من اللجنين¹¹³. وفي مظاة البذور يتميز خشب الشد بوجود الألياف الجيلاتينية gelatinous fibers. وتوجد في هذا الخشب طبقة جيلاتينية سميكة في الجدار، وفي الغالب قد لا تتلجنن أو تتلجنن قليلاً¹¹³. وربما يوجد أيضاً انخفاض في عدد وحجم الأوعية. وزيادة على ذلك، نجد أن اللحاء في السوق المائلة والفروع ربما تظهر بعض الصور الشاذة وأن لحاء التفاعل ربما تمتلك أليافاً أقل لجنتة ولكن لها جدار أسمك من العادي⁵⁶².

ويتضح من هذه المشاهدات أن الفروع أو الأشجار التي تقع بزاوية على الكامبيوم العمودي تقوم بوظائف غير منتظمة - أكثر نشاطاً على الجانب العلوي في مظاة البذور، وأكثر نشاطاً على الجانب السفلي في عاريات البذور - ونواتجه على الجوانب المقابلة للساق أيضاً تمر بتمايز مختلف إلى حد ما. وتشير التجارب العديدة إلى أن محفز الجاذبية بالطبع عامل هام في إظهار هذه الاستجابات. على سبيل المثال، نجد أن خشب التفاعل لا يتكون في النباتات الموضوعة على الكينوستات. ويتضح أن مركز الاستجابة لتحفيز الجاذبية هو قمة الغصن⁵⁶³.

وفي تجارب السوق المرنة للصفصاف، وجد أنه إذا انحنى السوق بزاوية 360 درجة، يتكون طوقاً كاملاً، وتبقى في هذا المكان لفترة تصل إلى (11) أسبوعاً، وتظهر الأغصان نمواً قطعياً أكبر على الجانب العلوي السفلي لقطع الطوق، وتتكون الألياف

الجيلاتينية النموذجية لخشب التفاعل استجابة إلى الجاذبية، وليس نتيجة إلى قسوة الشد أو الضغط، حيث إن هذا يختلف في المركزين، وحيث ينتج خشب التفاعل. وفي بعض التجارب المبدعة على المخروطيات، التي أميلت فيها السوق في الاتجاهات المضادة على فترات متفاوتة من الزمن، نجد أن كمية خشب التفاعل المتكون في وقت معروف يمكن حسابه من قطاعات السوق (شكل 4-13). ولقد وجد أن تحت هذه



(شكل 4-13) قطاع عرضي، (أ) و (ب) في القطر المقابل للسويقة تحت الفلقية لبادرات اللاركس 60 درجة إلى اليمين واليسار العمودي عند 4 أيام متتالية. يظهر خشب التفاعل كأقواس كثيفة الصبغة، نسيج كثيف اللجينة.

(From Kennedy and Farrar 423 copyright (c) 1965 Syracuse University Press. Reprinted from the permission of the publisher).

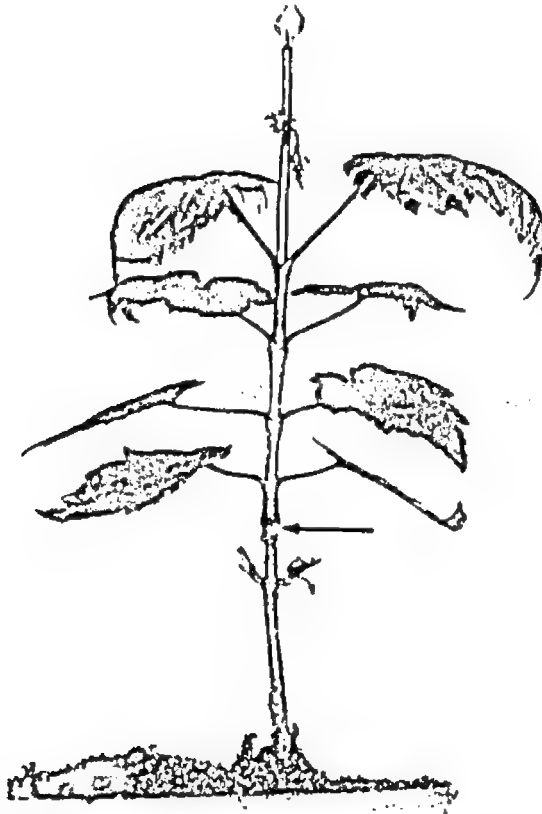
الظروف تعطي بداءة الكامبيوم حوالى خلية واحدة في اليوم. ويتم التعرف على خشب التفاعل بواسطة اللجنة المفرطة في القصبيات، ولتمييز هذا يتطلب الأمر فترة يومين على الأقل³⁰⁹

وفي التجارب المختلفة التي تورط الأكسين كعامل في التحكم في تكوين خشب التفاعل، يظهر أن تورط الجاذبية ربما يعمل بالتأثير على توزيع الأكسين في الساق. وسندرس تجارب عاريات البذور أولاً. ولقد أوضح Nečesary³⁷⁴ أنه إذا أضيف أح خ في عجينة اللانولين إلى السوق العمودية لمعراة البذور يتكون خشب التفاعل. وتشير الدراسات⁵⁶⁴ اللاحقة إلى أنه إذا أضيف أح خ وح أو إلى الدارات المقطوعة الرأس، تكون أكثر تأثيراً. ويتكون الخشب المضغوط على نحو متناسق حول الساق. بالإضافة الأحادية الجانب لهذه الهرمونات، أو نفتالين حامض إيثيك في عجينة اللانولين، قادت إلى النمو اللامتناسق للخشب المضغوط، وكبد نقص الإنخضاء للسوق. وهذه الاكتشافات تضمن أن خشب التفاعل في عاريات البذور يكون استجابة للتركيزات العالية للأكسين أو هرمونات مشابهة، وبالطبع وجد Nečesary³⁷⁴ أن عصارة الكامبيوم من الجانب السفلي للسوق المنحنية لمعراة البذور، المركز العادي لتكوين خشب التفاعل، الذي يحتفظ بكمية أعلى من محفزات النمو بمقارنتها بالجانب العلوي.

وهذا أيضاً حقيقي بالنسبة إلى مغطاة البذور التي حُلّت، مما يشير في هذه المجموعة من النباتات إلى أن خشب التفاعل قد تكون في المنطقة التي ينخفض فيها تركيز محفزات النمو ومن المحتمل أن تسود بها مثبطات النمو، أي، الجانب العلوي للسوق المنحنية. ولقد تبين حديثاً أن كمية الأكسين (وفي هذه الحالة أيضاً مثبطات النمو) موجودة على الجانب السفلي³²⁸. والتجارب المختلفة التي تشتمل على إضافة الأكسينات أو مضادات الأكسينات إلى مغطاة البذور تؤيد الاستنتاج العام بأن خشب التفاعل في مغطاة البذور يتكون في المناطق التي يكون فيها تركيز الأكسين منخفضاً. وإضافة أح خ ب. عجينة اللانولين إلى الجانب العلوي للسوق المنحنية لمغطاة البذور تؤدي إلى خفض تكوين خشب التفاعل³⁷⁴. كما أن إضافة الأكسينات المختلفة إلى الجانب العلوي للسوق الأفقية للدردار³⁶⁵ والقيقب¹¹⁶ تثبط تكوين خشب الشد. ومعاملة السوق القائمة للقيقب بالأكسين، تقود إلى تكوين حلقة خشب الشد تحت مركز الإضافة. ويعتقد أن تركيز الأكسين كاف لتحفيز نشاط الكامبيوم، ولكنه غير كاف في المناطق الداخلية للساق لمنع تمايز نواتجه كالألياف خشب الشد³⁶⁷. وتجيل معدل انقسام الكامبيوم ربما يقود إلى استنفاد الأكسين.. ولقد

اقترح Casperson⁸⁰ و⁸¹ أن منحدر الأكسين ربما يكون مهماً من التركيز المطلق للأكسين.

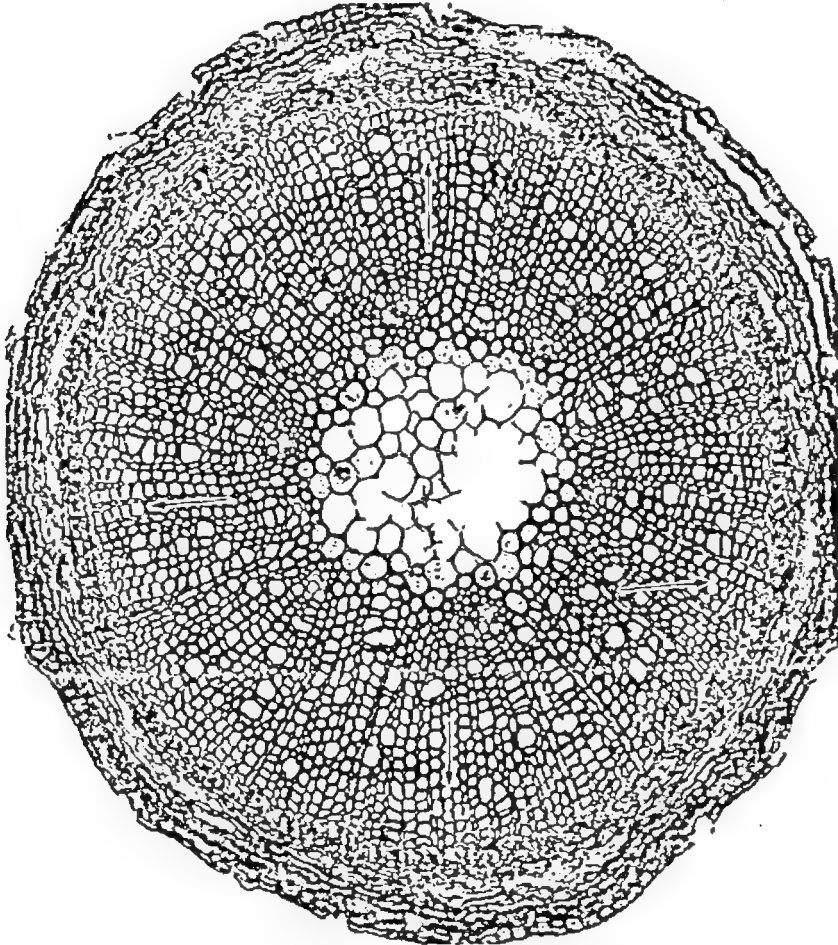
والتجارب المختلفة التي استعملت فيها مضادات الأكسينات¹¹⁵،³⁶⁷ هامة. وجدير بالذكر أن 2، 3، 5 - ثلاثي حامض البنزويك، يؤيد وجهة النظر التي تقول إن خشب التفاعل في مظلة البذور يتكون في المناطق التي فيها تركيزات الأكسين منخفضة. ويعتقد أن هذه المادة تقفل الانتقال الاستقطابي للأكسين. عند إضافة ثلاثي حامض البنزويك إلى سلمييات بادرات القيقب في حلقة عجيبة اللانولين كما هو مبين في شكل 14-4، وخشب التفاعل، الذي يشتمل على الياف جيلاينية وأوعية قليلة، يتكون في



(شكل 14-4) بادرة القيقب عمرها 8 أسابيع عوملت بمادة النمو في اللانولين (سهم) توضح طريقة الإضافة إلى الساق. 1.1 x.

(From Moren and Cronshaw,³⁶⁷ a Fig.1, p.317).

السوق تحت المنطقة المعاملة (شكل 4-15)¹¹⁵. وتم التوصل إلى نتيجة مشابهة بالإضافة الجانبية لثلاثي حامض البنزويك³⁶⁶. ويمكن منع خشب التفاعل من التكوين بإضافة الأكسين. وفي بادرات الدردار، أيضاً، يتكون خشب التفاعل استجابة إلى إضافة ثلاثي حامض البنزويك، فمن ذلك نجد أن نشاط الكامبيوم يحفز مباشرة فوق المنطقة المعاملة، من المحتمل بواسطة تجمع الأكسين الداخلي³¹⁰،³⁶⁵ ويشتمل خشب التفاعل على القليل من الأوعية الواسعة والكثير من العناصر القصية الضيقة والألياف (شكل 4-16).



(شكل 4-15) قطاع عرضي في ساق القيقب تحت منطقة إضافة 2، 3، 5، حامض ثلاثي ايودو البنزويك ، يوضح تكوين الحلقة خشب التوتر كنتيجة للمعاملة 95x.

(From Morey and Cronshaw,³⁶⁶ Fig.19, p.299).



(شكل 16-4) جزء من قطاع عرضي لساق الدردار يوضح الخشب قبل (يسار) وبعد المعاملة بحامض ثلاثي أيودو البنزويك (TIBA) بعد إضافة (TIBA) يتميز خشب التفاعل بالحزم المماسية المنقر، والحلقي وعناصر القصبيات (الاسهم). 150x.

(From Morey and Cronshaw, ³⁶⁵ Fig. 1, p.79).

ولقد شوهد أن خشب الشد ربما يشترك بنشاط في إعادة توجيه الانحناء أو السوق التي يحتفظ بها أفقياً، خلال التركيز النشط ¹¹⁶. وفي هذه الناحية، بعض المشاهدات المهمة على الجذور الهوائية للأنواع النباتية للتين البنغالي مناسبة ⁵⁸⁹. وفي الجذور التي تزرع فيها القمم النباتية من وعاء به تربة نجد أن النمو الثاني يصاحبه انقباض يمكن تقديره. والانقباض كاف ليرفع الوعاء من الأرض. ويتكون الخشب بقوة في هذا الطور ويشبه خشب الشد الذي تكون في الساق.

وهذه الملاحظات المختلفة تؤيد وجهة النظر التي تقول إن خشب الشد يتم

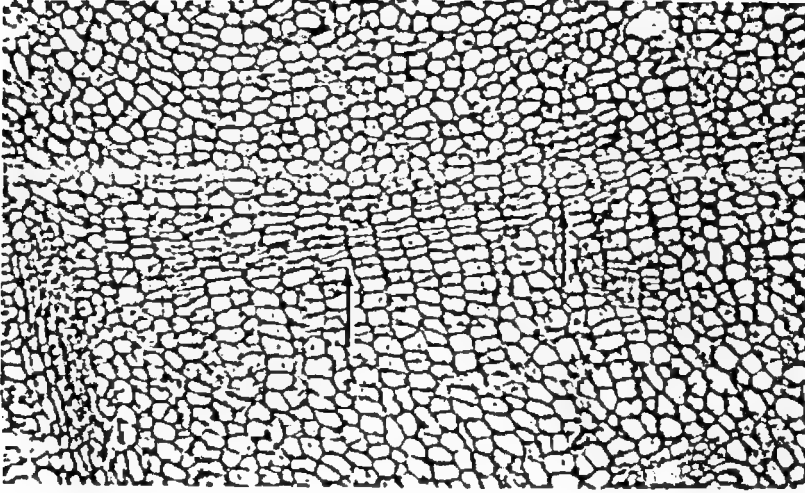
التحكم فيه بواسطة تركيز مواد تحفيز النمو، الأكسين، في منطقة الكامبيوم، أو بواسطة تغيير التركيزات النسبية لهذه المواد. وانحناء الساق ربما يقود إلى التوزيع اللامتماثل للأكسينات. والاختلافات الملاحظة في استجابة عاريات البذور، التي تكون خشب الشد في المنطقة التي بها تركيز عالٍ للأكسين، ومغطاة البذور، التي تكون خشب التفاعل في المنطقة التي بها تركيز منخفض للأكسين، من المحتمل أنها نتيجة الفروق الفسيولوجية من بداءات الكامبيوم. والدراسات المقارنة لنبات ما لمزرعة الكامبيوم من مجموعتين من النباتات ربما تلقي ضوءاً على هذا الموضوع.

النمو الثانوي في نباتات الفلقة الواحدة

(Secondary growth in monocotyledons)

أعداد من نباتات الفلقة الواحدة المستوطنة في المنطقة الاستوائية، وكذلك البعض من النباتات الصحراوية مثل الـ Yacca، لها سوق خشبية إلى حد ما. والبعض من هذه، غالبيتها النخيل، يتكون تماماً من الأنسجة الابتدائية، ولكن يظهر البعض منها نوعاً من النمو الثانوي. وفي أشجار النخيل، وعدد من نباتات الفلقة الواحدة المتشابهة في طبيعة نموها، نجد أن غالبية نسيج السلمية ما هو إلا نواتج مرستيم التغليظ الابتدائي Primary thickening Meristem. وهذا ينشأ من الانقسامات البريكلينية الموجودة تحت منطقة اتصال منشأ الورقة الفتية؛ حيث تساهم في قطر الساق الفتية وبالتالي أيضاً في طوله²⁵. ويعتبر في بعض الأحيان أنه الناتج النهائي لنمو طور الحدائة⁵¹⁴. وفي القطاعات الطولية لمنطقة قمة غصن مرستيم التغليظ الابتدائي يمكن أن تكون عدة طبقات طويلة إلى حد ما، من الخلايا القائمة الزاوية تتجه موازية إلى سطح الساق (شكل 4-17). ومنطقة السلمية للساق الفتية تزداد في العرض بواسطة نشاط هذا المرستيم⁵¹¹.

وفي بعض أنواع نباتات ذوات الفلقة الواحدة، من الواضح وجود كامبيوم وعائي Vascular cambium يتصل مع هذا المرستيم،⁸³ و¹⁵⁹، وموجود في المناطق المسنة للساق ويساهم في نموه في القطر. وهذا المرستيم لا يقوم بوظيفة تشبه الكامبيوم الوعائي في ذوات الفلقتين، ولكن يعطى إلى الجانب الداخلي إلى الحزم الوعائية كلية، تشتمل على اللحاء والخشب في التنظيم المزوج الأوعية، المطبوعة في النسيج البرنشيمي الذي يعرف بالنسيج الرابط Conjunctive tissue؛ ويكون الجانب الخارجي قليلاً من البرنشيمة فقط⁸². وفي الغالب يصبح النسيج الرابط ملجنناً،



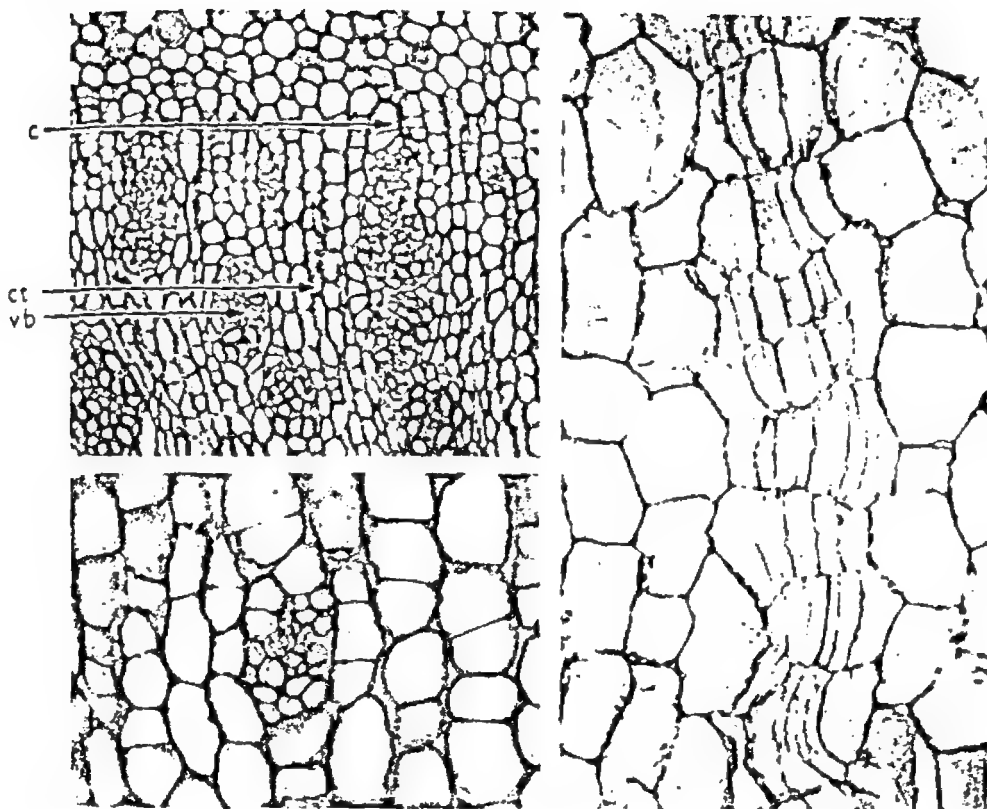
(شكل 17-4) جزء من قطاع طولي لقمة غصن السيك، يبين المرستيم الاستطالة الابتدائية (الاسهم) عبر كشوح منطقة القمة. 50 x.

وهذا النوع من نشاط الكامبيوم ممثل جيداً في سوق الدراسينا (شكل 18-4 ا) و Cordyline. وهذا النوع من التركيب الثانوي كاف لتدعيم استمرارية النمو ويشار إليه بواسطة تسجيلات عينة الدراسينا، التي تحتفظ بمحيط يصل إلى 45 قدماً وارتفاع أكثر من 70 قدماً، وتقدير عمره يصل إلى حوالي 6000 سنة²³¹. والمشاهدات الأخرى تأمر بالجدر في تقدير عمر مثل هذه الأشجار.

القليل معروف عن تركيب ووظيفة هذا النوع من الكامبيوم، أو العوامل التي تتحكم في بدائه ونشاطه، وخلايا منطقة الكامبيوم ربما تكون مغزلية، أو مستطيلة الشكل أو مضلعة الشكل وربما تختلف حتى في النبات الواحد⁸². شكل 14-4 يظهر حدوث نوعين من الخلايا في منطقة الكامبيوم لنبات الأغاف (أو الصبار الأمريكي). وينتج عن تكوين الحزمة الوعائية من الانقسام النشط في الخطوط المتعددة للخلية منطقة مركزية من الكامبيوم (شكل 18-4 ب). وفي الخط الطولي الكثير من إطارات الخلايا تستخدم في إنتاج حزمة واحدة⁸².

وإعادة بحث النمو الثانوي فيما يشبه أشجار ذوات الفلقة الواحدة يتم باستمرار،^{510 و 588} وتدل الأبحاث الثلاثة التي ستدرس كلا من توقف الأنسجة الابتدائي والثانوي في هذه الأنواع النباتية والعلاقة بين بداءة ونشاط المرستيم الثانوي ونمو الغصن. ولقد لوحظ أن نمو براعم الدراسينا يحفز نشاط الكامبيوم في

(ا)



(ب)

(ج)

(شكل 4-18) منطقة الكامبيوم في سوق ذوات الفلقة الواحدة. (ا) ساق الدراسينا، يوضح تكوين الحزم الوعائية كاملة (vb) مطبوعة في نسيج الغشاء المخاطي (ct) من الكامبيوم (c). خارج الساق ناحية قمة الصفحة $\times 100$. (ب) منظر قريب لجزء من الساق في (a) يوضح كيف تتكون الحزم الوعائية بواسطة الانقسام النشط في خلايا قليلة لمنطقة الكامبيوم. المراحل المبكرة في هذه العملية يمكن أيضاً مشاهدتها. $\times 300$. (ج) مماس القطاع الطولي لساق الغاف في منطقة الكامبيا. يوجد نوعان من الخلايا؛ تحتل الخلايا البرنشيمية والضيقة، والخلايا الطويلة، تتكون بواسطة انقسام الأول، الذي يعطي الحزمة الوعائية. $\times 150$.

الساق التي تحتها⁵¹⁵. والانتاج اللامتماثل للخشب في السوق المنحنية لنوع الميكا قد سجل أيضاً⁵¹⁶. وزيادة على ذلك، في نباتات الدراسينا المحفوظة في وضع أفقي لعدة شهور يزداد عدد الحزم الوعائية على الجانب العلوي للساق، وبعض المرافق اللامركزية للساق، وكذلك تزداد اللجننة⁴⁶¹. ومن الواضح، أن هذا النوع من الكامبيوم يستجيب إلى الجاذبية بنمط مشابه إلى حد ما لنباتات الفلقتين. ويتضح أن الدراسات اللاحقة لهذا النسيج من المحتمل أن تكون بالغة الأهمية.

التركيب الثانوي الشاذ (Anomalous Secondary Structure)

الكثير من ذوات الفلقتين، وخاصة تلك التي لها طبيعة التسلق، تظهر تركيباً ثانوياً مهماً تختلف فيه عن النوع العادي الذي سبق شرحه، وبذلك يطلق عليه في بعض الأحيان الشاذ. وهذا ربما يكون نتيجة (1) كامبيوم من النوع العادي يعطي تنظيمات غير عادية من الخشب الثانوي أو اللحاء الثانوي، أو (2) الكامبيوم نفسه الذي يعطي وضعاً شاذاً للترتيبات الشاذة للنسجة، أو (3) تكوين كامبياً مساعداً وإضافياً.

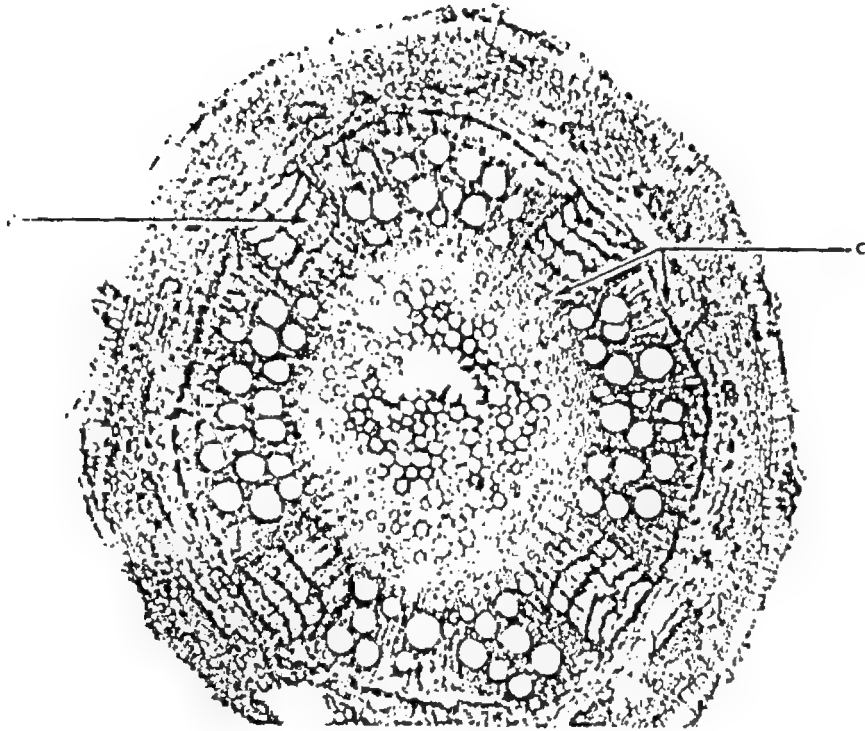
وأهمية هذه السوق يمكن أن توجد في دراسات Schenck⁴⁵⁰، و Metcalfe و Chalk³⁸⁰ و obaton³⁸⁹.

وفي بعض النباتات المتسلقة، مثل العنب والياسمين البري، يكون الكامبيوم البينحزمي برنشيمية فقط، لذلك تبقى الحزم الوعائية الأصلية متميزة خلال النمو الثانوي. وفي المغنوليات *Aristolochia* والأجناس التي لها علاقة يحدث هذا التركيب، ببعض الصور الإضافية. وكلما تكسرت الأسطوانة الوعائية، بواسطة الأشعة العريضة، والزيادة في محيط الأسطوانة الاسكلرنشيمية التي تحيط بالحزم تصبح ممزقة وتنمو البرنشيمية المجاورة مقتحمة الفراغات. وتدرجياً تتكون الأسطوانة الوعائية الأكثر حدوداً.

والأنواع المغنولية هي أعضاء المجموعة البيولوجية للمتسلقات الخشبية، أو المعترشة *Lianes*، والتي لها ميول تصنيفية مختلفة وغالباً ما تظهر الصور التركيبية الشاذة، والبعض منها ربما يكون متأقلاً. ومن بين المميزات الأخرى، نجد أن الأوعية في الغالب لا تكون واسعة القطر عادة. وفي بعض أنواع البوهينيا *Bauhinia*، من جنس المتسلقات الخشبية، يتوقف الكامبيوم عن القيام بوظيفته باستثناء في قوسين متقابلين، ينتج عنه تكوينات مستوية، في الغالب سوق ذات بعدين. وتحدث السوق الشاذة الأكثر تعقيداً في الأنواع الأخرى.

وفي سوق البيغونية *Begnonia* و *Doxantha* والأعضاء الأخرى للعائلة البيغونية يمكن التعرف عليها بسهولة بوجود أسفينات اللحاء الثانوي في أسطوانة الخشب الثانوي (شكل 4-14). ويوجد في الغالب أربع أسفينات متماثلة الترتيب وتتطابق في المكان إلى الحزم الوعائية الابتدائية الكبيرة¹⁷⁴. وأثناء الأطوار المبكرة للنمو الثانوي يبدأ الكامبيوم الوعائي في هذه المناطق الأربعة ليعطي نسبة عالية من اللحاء ويطابقه خشب قليل. وفي بعض الأنواع نجد أن الحد بين أسفين اللحاء والخشب

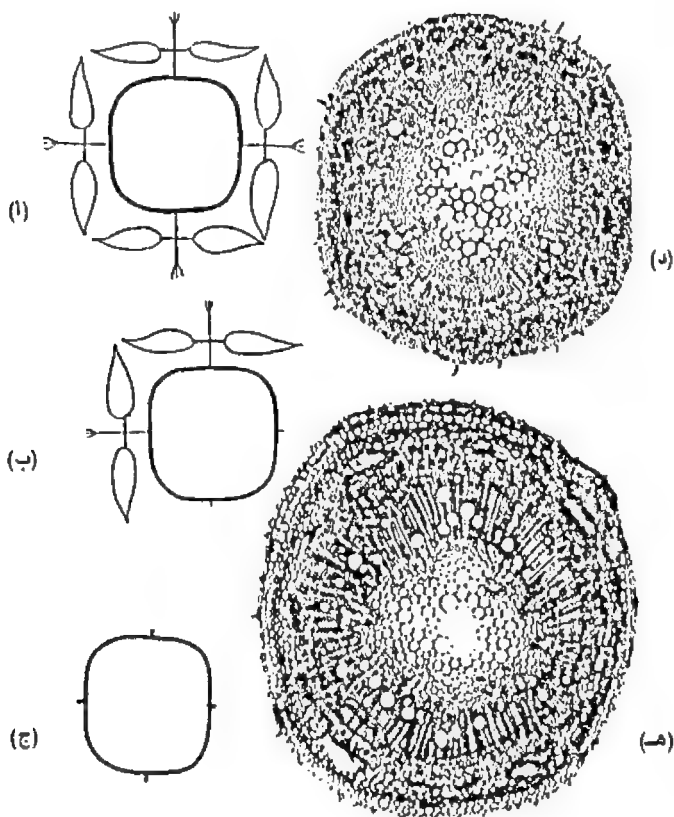
الثانوي المجاور عبارة عن خط مستقيم، وفي الأنواع الأخرى تشبه سلسلة من الخطوات، ونتيجة التغير اللاحق في نشاط المناطق الصغيرة للكامبيوم المجاور للمنطقة الأصلية. وفي هذه السوق المهمة لا يكون الكامبيوم الوعائي أسطوانة متصلة (شكل 19-4)، ولا يعمل بانتظام حول الساق. والعوامل التي تتحكم في هذا الشذوذ، وغيرها، تتطلب البحث. وبعض التجارب الحديثة التي نوقشت في هذا الفصل سوف تقترح أنه في أربع مناطق في ساق البيفونية تلاحظ أن تركيز الجبرلين بالنسبة إلى الأكسين يعتبر عالياً، وبدون شك يعتبر هذا شرحاً وافياً.



(شكل 19-4) قطاع عرضي لساق *Doxantha u.* يوضح 4 أسفينات من اللحاء الثانوي (p). في هذه المناطق يكون الكامبيوم الحزمي (c) لحاء ثانوي أكثر من الخشب الثانوي. قطاع من السلمية الثامنة والعشرين من قمة غصن الكنترول (ورقي) في نتائج التجربة الموضحة في شكل 20-4 x 52.

(by Courtesy of Dr. D. Dobbins).

التجارب التي صممت لاختبار تأثيرات الأوراق على تطور ونشاط الكامبيوم الوعائي في الدوكسنتا *Doxantha* قد أجريت حديثاً بواسطة Dobbins¹⁴⁸، حيث توصل إلى نتائج مهمة جداً. والأغصان الجانبية الناتجة عن إزالة قمة الغصن الرئيسي استعملت كمادة تجريبية. وكلما ظهرت الأوراق من البرعم الجانبي، وأزيلت إما من اثنين من أربعة *orthostichies*، أو من كل الأربعة، أو تترك كل الأوراق متصلة بموضعها، كالكنترول (شكل 20-4 1 - ح). تستمر إزالة الأوراق حتى تنتج

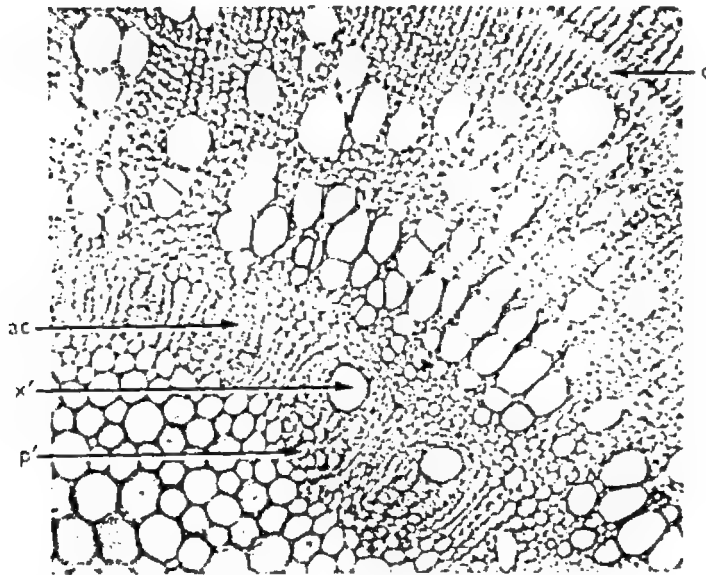


(شكل 20-4) تجربة نبات *Doxantha* الذي أزيلت منه الأوراق من الأغصان الجانبية على اختلاف. (أ) - (ج) رسم تخطيطي للمعاملات (المزيد من التفصيل انظر الأصل). (أ) غصن متصل مع 4 أوراق أورستاتيكية *orthostichies*. (ب) غصن أزيلت منه الأوراق من 2 الأورستاتيكية. (ج) غصن أزيلت كل أوراقه. (د) قطاع عرضي للسلمية 28 للغصن الذي أزيلت منه كل الأوراق. عدد إسفينات اللحاء الثانوي. 52 x (هـ) قطاع عرضي للسلمية 28 للغصن الذي أزيل منه صفان من الأوراق. إسفينات اللحاء فشلت في النمو تزامناً مع أورستاتيكية، ولكنها لم تتكون بالنسبة إلى الأوراق الباقية (الاسهم) 52 x.

(by Courtesy of Dr. D. Dobbins).

الأوراق حوالي 30 عقدة. والعقدة 28 من كل غصن تثبت وتقطع إلى قطاعات. وفي الكنترول نجد أن الاسفينات الأربعة للحاء الثانوي تطورت عادياً (شكل 4-19). وفي الغصون التي أزيلت منها كل الأوراق تفشل الاسفينات في التكوين. وبالطبع، ليس مستغرباً، أن يحدث أو لا يحدث نمو ثانوي قليل (شكل 4-20 د)، وفي السوق التي أزيلت منها الأوراق من إثنين من orthostichies (شكل 4-20 د)، يحدث نمو ثانوي أكثر من الساق ولكن فشلت في التكوين إسفينات اللحاء الثانوي عند مراكز الحزمتين الابتدائيتين المتطابقتين مع orthostichies المعاملة (شكل 4-20 هـ). وهكذا توضح هذه التجارب تأثير الأوراق على شذوذ التركيب الثانوي للساق. وفي تجارب لاحقة من المحتمل ترسيخ طبيعة تأثير الأوراق.

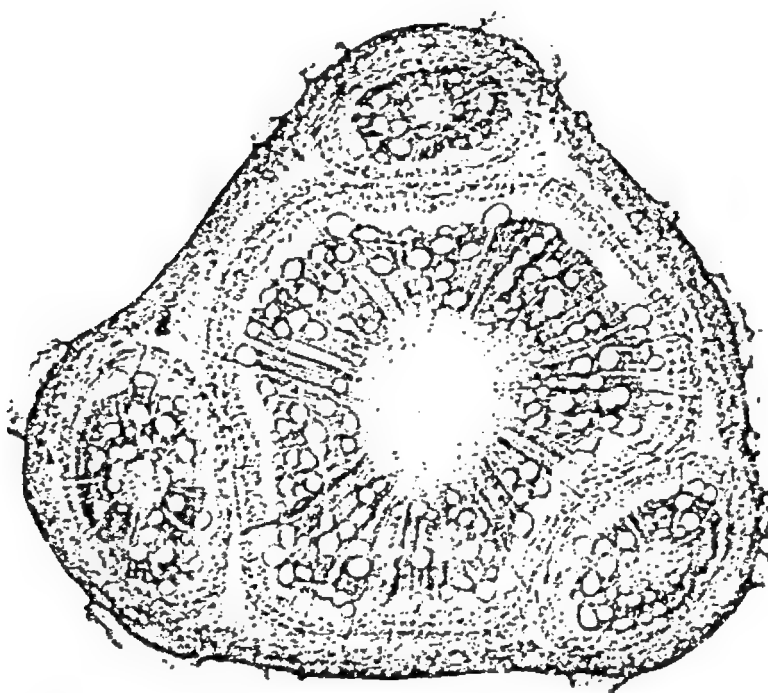
وفي الأعضاء الأخرى للعائلة البيغنولية، مثل campsis (شكل 4-21)، يتكون كامبيوم مساعد أو إضافي accessory cambium على الجانب الداخلي للأسطوانة الوعائية الثانوية العادية⁴⁴⁵. ويكون هذا الكامبيوم عناصر الخشب الثانوي إلى الخارج، والحاء الثانوي إلى الداخل في الساق، عكس الكامبيوم الأصلي الذي يعمل



(شكل 4-21) الكامبيوم العادي لنبات *Campsis radicans* (c) جزء واحد فقط منه موضحاً، نتج خشب ثانوي ناحية الداخل، ولحاء ثانوي إلى الخارج من الساق، كالعادة. بالإضافة، كامبيوم إضافي أو مساعد (ac) نتج خشب ثانوي (x) إلى الخارج، ولحاء ثانوي (p) إلى الداخل من الساق، في التوجيه العكسي. 100 x

عادياً. وهذا ربما تكون له صلة بافتراض المنحدر للكامبيوم الذي سبقت مناقشته في هذا الفصل. وفي *grandiflora*، على الأقل، هذا الكامبيوم لا يظهر نشاطاً مساوياً حول كل الساق، ولكنه أكثر نشاطاً في المراكز الأربعة للحزم الوعائية الابتدائية وبالنسبة إلى أمكنة الورقة²³⁸. وهذا يعطي مادة مهمة للدراسة البحثية.

والأنواع المتسلقة للسرجانيا *Serjania* (Sapindaceae) لها تركيب ساقى مهم جداً، حيث درس تطوره حديثاً²⁸⁶. وأثناء تطور أسطوانة الحزم الوعائية الابتدائية تصبح مستقلة عند بعض النقاط، وبذلك تتقلص مجموعة من الحزم من الأسطوانة. وهذا ربما يحدث حتى في عمر الكامبيوم الأولي. وهذه المجموعات للكامبيوم تتصرف كاسطوانات مستقلة وتعطي كامبيا منفصلة، كل منها تقوم بالوظائف العادية (شكل 22-4). ومن هذه الناحية يشتمل الساق على عدة أسطوانات خشبية منفصلة، كل منها ربما يمتلك في النهاية بريدوم. وفي بعض الأحيان تكون الأسطوانة الخشبية منصصة فقط. ومن الصعب، إن لم يكن مستحيلاً، الاستدلال من الساق الناضجة



(شكل 22-4) جزء من القطاع العرضي لساق *Serjania* يتصل الحزم الوعائية عند المحيط قد تختصر من الأسطوانة الوعائية أثناء النمو. كل واحد الآن، له كامبيوم وعائي يعمل عادياً ومستقلاً. $\times 17$.

عن السلوك الذي نشأ منه هذا التركيب. وأهمية الدراسات المتطورة تؤكد مرة ثانية. ومرة أخرى، نجد أن العوامل التي تتحكم في هذا التركيب لم تدرس.

وفي سوق الجهنمية، التي بحثت مرة ثانية¹⁷⁰، والأعضاء الأخرى لعائلة Nyctaginacea، كامبيا عديدة تنهض على التتابع في اتجاه الطرد المركزي، وينتج كل كامبيوم خشباً ونسيجاً رابطاً إلى الداخل، ولحاء ونسيجاً رابطاً إلى الخارج. والنسيج الناتج يعطي مظهر الحلقات المركزية للحزم الوعائية المطمورة في النسيج الرابط.

البريدرم (Periderm)

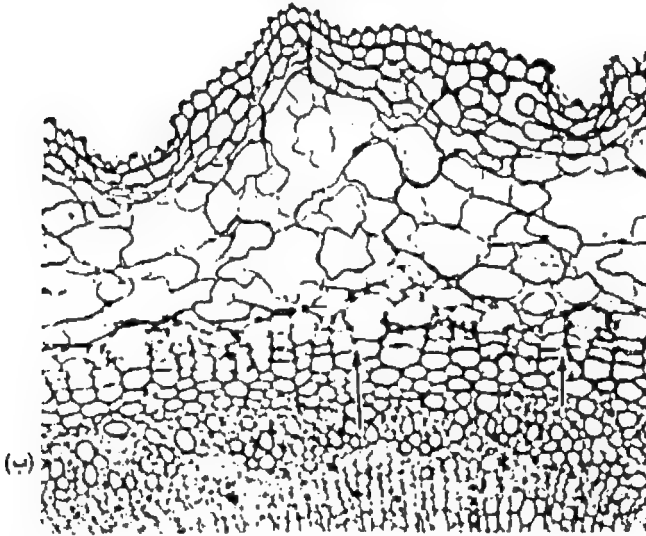
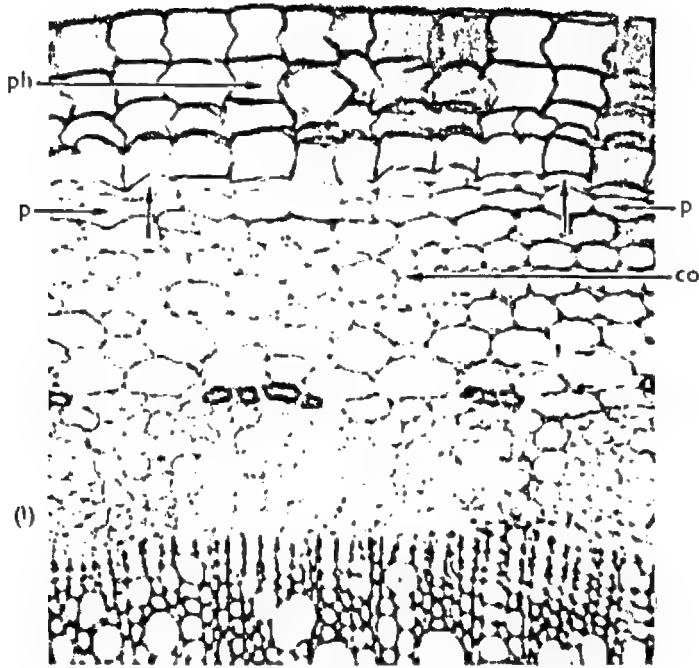
والبريدرم هو نسيج الوقاية الذي في الغالب يحل محل البشرة في السوق التي تمر بالتغليط الثانوي الواضح. ويتكون بواسطة المرستيم الجانبي، الفلوجن أو الكامبيوم الفليني. وخلايا الفلوجن مرستيمية، ولكنها تشبه خلايا الكامبيوم الوعائي عالية التحوصل؛ ولا تشبه الكامبيوم الوعائي، من ناحية البداءات المغزلية والشعاعية، وكل خلايا الكامبيوم الفليني من نوع واحد. وينقسم الكامبيوم الفليني بريكلينيا ليعطي سلاسل قطرية من الخلايا؛ هي تلك التي تظهر إلى الخارج تتميز كفلين phellen أما الموجودة في الداخل فتتمايز كفلودرم أو قشرة ثانوية.

وفي السوق ينشأ الكامبيوم الفليني في العادة سطحياً (أو علوياً)، في طبقة التحت - بشرة (شكل 4-23 أ) أو حتى في البشرة نفسها. وتحدث الانقسامات البريكلينية في طبقة الخلايا المهتمة. والكامبيوم الفليني ربما يكون أسطوانة كاملة حول الساق، أو ربما تتكون في أقواس. وفي بعض السوق، مثل الكشمش (شكل 4-23 ب) والعنب، الفلوجين ربما يكون غائر الموقع، ينشأ مباشرة خارج النسيج الوعائي، وفي بعض اللحظات، نجد أن القشرة الموجودة خارج هذه النقطة وكذلك البشرة تنسلخ تدريجياً وتتلف.

وخلايا الفلين ميتة عند النضج، ولها جدر خلوية مسوورة. وخلايا الفلودرم المتكونة إلى داخل الكامبيوم الفليني، حية. وغالباً ما تتميز عن خلايا القشرة فقط بواسطة ترافسها القطري مع الكامبيوم الفليني والفلين.

ويعطي الكامبيوم الفليني، عدداً غير متساو من المشتقات على أحد الجانبين أثناء النمو الفصلي، وتتمايز أعداد كبيرة من الخلايا على الجانب الخارجي (الفلين) للكامبيوم الفليني. وربما تصل إلى 20 صفاً من الخلايا في فصل واحد.

وفي بعض النباتات نجد أن ابتداء وتطور كامبيوم فليني واحد ربما يتبعه آخر،



(شكل 4-23) مصدر البرديرم. (ا) قطاع عرضي لساق السولانم، الكامبيوم الفليني (معلم بالاسهم) يحتوي على مصدر تحت بشرة، وأعطى طبقة واحدة من منشأ الكامبيوم الفليني (p) وأربع فلين (ph). هذه الطبقات تصطف في طبقة واحدة. وانسلخت البشرة، ولكن وجود المنطقة العريضة للقشرة (co) يشير إلى المنشأ السطحي للكامبيوم الفليني. 150 x. (ب) القطاع العرضي لساق الكشمش يوضح المصدر العميق للكامبيوم الفليني (معلم بالاسهم). 200 x.

وفيما بعد، يتكون على التابع الكامبيوم الفليني الغائر. وكل كامبيوم فليني يقوم بوظائفه عادياً وينتج فليناً وكامبيوماً فلينياً. وأكياساً من النسيج، لحاء ثانوية في الغالب، تصبح معزولة بين البريدرم، وتؤدي إلى موت هذه الخلايا. ويشار إلى كل هذا النسيج في بعض الأحيان بالريتيدوم Rhytidome (انظر الجزء الأول¹²⁷ شكل 3-11). وإذا كانت الفلوجينات المتعددة أسطوانة كاملة حول الساق، فتتكون حلقة القلف؛ وإذا كانت أقواس منفصلة فيتكون القلف الحرسفي.

ويشمل اصطلاح القلف كل الأنسجة الموجودة خارج الكامبيوم الوعائي، أي، اللحاء الثانوي واللحاء الابتدائي والقشرة والبريدرم وأي نسيج خارج البريدرم. ويحتوي القلف في الغالب على كمية من الاسكلرنشيمة، تشمل ألياف اللحاء وفي الغالب قصيبات أيضاً. وبالطبع، يشتمل القلف على أصناف هائلة من الأنسجة، يختلف تركيبها كثيراً في الأنواع المختلفة¹⁶⁶.

وربما تتميز العديسات Lenticels في بعض المناطق، في الغالب تحت الثغر. والكامبيوم الفليني في هذه المناطق، الذي يتصل مع بقية الكامبيوم الفليني، مكوناً كتلة مفككة التنظيم، وخلايا غير مسوورة بها الكثير من المسافات البينخلوية، النسيج المتم Complementary tissue.

وخلايا الفلين ميتة بسبب سوورة جذرها غير منفذة¹⁰⁹. وغلين البلوط، يعتبر مصدراً رئيسياً للفلين التجاري. والأنماط السطحية للقلف وتركيبه إلى حد ما لها بعض العلاقة بمعدل النمو للحاء التحتي^{582, 583}.

وفي بعض ذوات الفلقة الواحدة يتكون فلين ذو طبقات. ويتكون هذا النسيج بواسطة الانقسامات البريكليزية من خلايا برنشيمية السطحية، ولا ينشأ من الكامبيوم الفليني الحقيقي. وتنظم الخلايا قطرياً في صفوف، ولها جذر مسوورة.

والعوامل المحتملة التي تتحكم في نشاط الكامبيوم الفليني نوقشت في الجزء الأول فصل 11، ولكن أمكن التوصل إلى استنتاجات قليلة. ولقد أوضحت الدراسات الفصلية أن الكامبيوم الفليني في الخرنوب الأسود، على الأقل في الظروف المناخية السائدة في فلسطين، أن هناك فترتين من النمو النشط، في إبريل ويوليو-أغسطس⁵⁴². وفي الأغصان المعاملة بالجبرلين أو نفتالين حامض الخليك يحدث نشاط الكامبيوم الفليني في العقد السنة فقط بمقارنته بنباتات الكنترول¹⁹. ويظهر أن نشاط الكامبيوم الفليني يثبط بواسطة الهرمونات المتكونة بواسطة قمة الغصن النشطة النمو أو بواسطة المناطق النامية للغصن. وربما يعتبر مظهراً من مظاهر الشيخوخة يشبه منطقة سقوط الأوراق (انظر فصل 5).

(The Leaf)

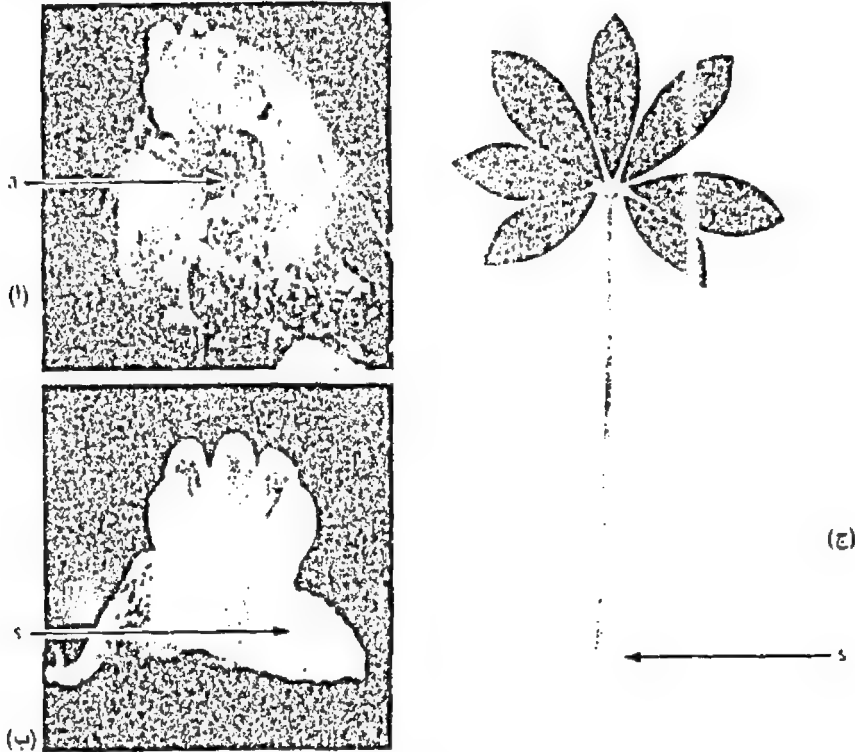
الورقة

الأوراق عبارة عن أعضاء جانبية في الساق، المكونات الصحيحة للغصن. وكما أشر في فصل 3، إلى أن هناك علاقة وطيدة بين الورقة والساق التي تحملها. وكما طرحها Foster¹⁸⁸، إن أي محاولة لفصل الورقة أو الساق، على الأقل من الناحية المرفولوجية، لا تؤيده حقائق النمو؛ ومن ناحية أخرى، نجد أن الورقة تنجز وظيفة خاصة نوعاً ما، ولهذا تعتبر عالية التخصص تركيبياً وفسولوجياً، ويظهر أنه من المناسب تخصيص فصل منفصل للورقة، مع التذكير في الوقت ذاته بأن الورقة تعتبر عنصراً أساسياً للغصن الورقي.

والورقة هي العضو النموذجي الذي يحدد النمو، وهي متماثلة الظهر بطني-dorsiventral symmetry. وهي مقلطحة الشكل وتقع في مكان جيد بالنسبة لوظيفة البناء الضوئي، حيث إنه يمكن تعريض مساحة كبيرة لضوء الشمس. والورقة الظهر بطنية تستخدم بدون شك لفترة طويلة، ولكن العوامل التي تتحكم في الظهر بطني للورقة غير مفهومة جيداً.

ويمكن أن تصنف الأوراق مرفولوجياً كأوراق صغيرة microphylls وأوراق كبيرة macrophylls، وحسب التاريخ العرقي (أو النشوء النوعي) تعتبر الورقة الكبيرة فرعاً متحوراً، بينما الأوراق الصغيرة عبارة عن نمو الساق الذي لا يترك فرجة ورقية. وتطور الكائن لكلا النوعين لمنشأ العضو من المنشأ المشابهة عند قمة الغصن، والحجم الصغير للورقة الصغيرة ما هو إلا نتيجة الفشل في الاستمرار في النمو اللاحق⁵⁵⁶. وتوجد الورقة الصغيرة في البسيلوتالس Psilotales والحزازي الصولحانية وبعض السرخسيات الأخرى. وتفاوت كثيراً أوراق النباتات الزهرية في

الحجم والشكل. وتتراوح الأوراق الخوصية (الخضراء) من مليمترات قليلة في الطول إلى أعلى من 6 أقدام في بعض أشجار النخيل والموز؛ والأوراق الطافية لزنايق الماء العملاقة، *Victoria amazonica* التي ربما لها نصل يصل قطره إلى 6 أقدام قادر على حمل وزن طفل أو حتى الإنسان البالغ إذا تم توزيع الوزن بالتساوي على سطح الورقة. والأوراق الخوصية ربما تكون بسيطة أو مركبة؛ إذا كانت مركبة، ربما تنشأ الوريقات من نقطة مركزية، كما في الأوراق الراحية لقسطل الفرس والترمس (شكل 1-5 ح)، أو ربما تتكون (في العادة من أزواج) عبر المحور الطولي (أو العنق *rachis*)، كما في الأوراق الريشية للورد. وورقة الورد تعتبر أيضاً مثلاً للورقة التي تحمل أذينات، أي توجد ورقة واحدة يحدث فيها نموان جانبيين، أو أذينات، عند القاعدة. وفي الترمس توجد أيضاً أذينات صغيرة (شكل 1-5 ح). ويتكون الكثير من



(شكل 1-5) الترمس، (ا) قمة الفصن (a) محاطة بواسطة منشأ الورقة الفتى P_6-P_1 ، ويمكن رؤية منشأ الوريقات في منشأ الورقة المسنة. $90 \times C. x$. (ب) الورقة السادسة الأصغر، P_6 توضح منشأ الوريقة ونمو الأذينات (s). $80 \times C. x$. (ج) ورقة مركبات بها أذينات. $2/3 \times (s)$.

الأوراق الخضرية من نصل وعنق. وفي الأنواع الأخرى، العنق غير موجود أو قصير جداً، ويقال عن الورقة جالسة. وبعض الأوراق لها غمد قاعدي يحيط بالأوراق الصغرى وقمة غصن؛ وهذا شائع في نباتات الفلقة الواحدة والأمثلة المعروفة للحبوب والأعشاب النجيلية الأخرى. وأوراق معظم نباتات الفلقتين لها عرق واحد رئيسي، أو عرق وسطي، يتصل مع العنق إذا كان موجوداً؛ وتكون أشرطة الحزمة القليلة شبكة، ويقال عن الورقة لها تعرق شبكي. وفي أوراق غالبية نباتات الفلقة الواحدة، العديد من الحزم الوعائية متساوية الحجم تقريباً تكون ما يسمى بالتعرق المتوازي. وتقع الورقة الخضرية النموذجية قبالة البرعم الإبطي ولكن السوريات المنفردة للأوراق المركبة ليس لها براعم في أباطها.

وغالباً ما يتغير شكل الورقة في النبات الواحد أثناء تطوره ويقال على مثل هذه النباتات أنها تظهر تطور تبادل الأصل heteroblastic.

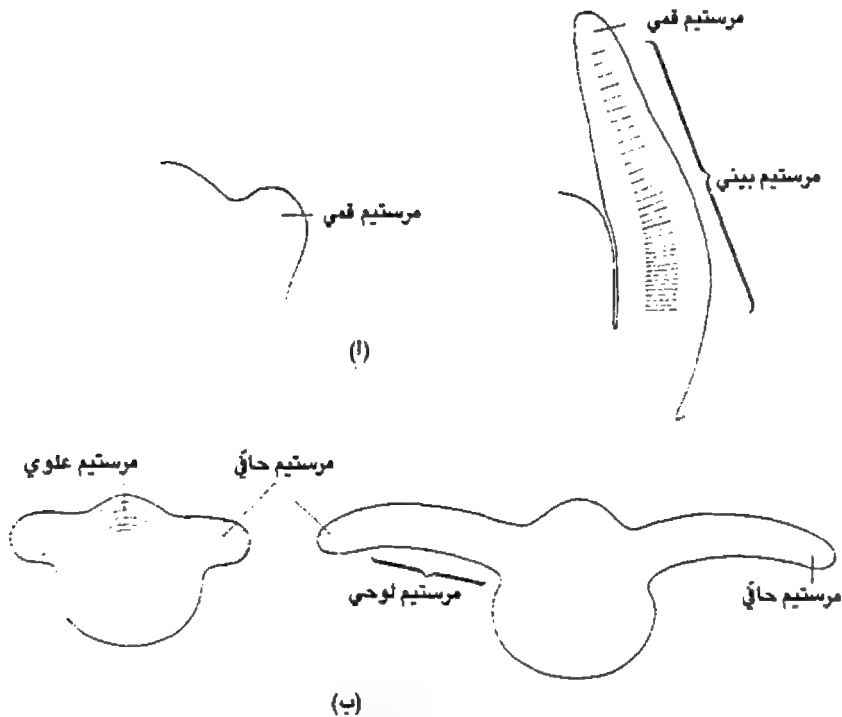
وفي الأنواع الأخرى، التي تمتلك تطوراً متماثل الأصل، تبقى الورقة منتظمة. وربما يختلف شكل الورقة في أطوار الحداثة والبالغة من نمو النبات؛ وفي بعض الأحيان نجد أن تغيير شكل الورقة يصاحب أو يسبق الإزهار. والأعضاء الورقية التي تقع قبالة الأزهار أو النورة تسمى قنابات bracts، وربما تكون أوراقاً خضرية متحورة أو تركيبات بسيطة تشبه - الحرشفة، والأوراق الحرشفية تسمى في بعض الأحيان Cataphylls، وربما تشتمل على قنابات، وبراعم حرشفية وإبصال حرشفية. وفي الغالب تكون منبسطة، ورقية التركيب ومحدودة النمو إلى حد ما، وتحتوي قواعدها على غمد تقريباً. وفي البراعم الشتوية للأنواع النباتية المعمرة تحتوي في الغالب على براعم حرشفية ومنشأ الورقة الخضرية، وربما توجد أشكال انتقالية متوسطة مرفولوجياً.

وفي بعض الأنواع، توجد الأعضاء التي تقوم بعملية البناء الضوئي والتي يختلف تركيبها المرفولوجي عن الأوراق. على سبيل المثال، التركيبات المفلطحة، الكاملة، التي توجد في بعض أنواع الطلح ليست أوراقاً ولكنها تساوي مرفولوجياً مع العنق أو الزند المفلطح؛ وتسمى مثل هذه التركيبات الأعناق الورقية phyllodes. وفي بعض النباتات، مثل السفندر و semel والاسبرجس، نجد أن أعضاء البناء الضوئي تمثلها في الحقيقة السوق المفلطحة؛ وهذه تسمى سوقاً ورقية cladodes أو phylloclades. وهي تقع قبالة الورقة الحرشفية.

مثل الساق والجذر، تشتمل الورقة على ثلاثة أنسجة أساسية: النظام البشري، ويتكون من البشرة العلوية والسفلية، والنسيج الأساسي، ويتكون من النسيج

الوسطي والنظام الوعائي ويتكون من الحزمة الوعائية مكونة العروق. والنسيج الوسطي النموذجي، هو نسيج البناء الضوئي، ويتكون من النسيج العمادي، وهو عبارة عن طبقة أو طبقات من خلايا مستطيلة في الخط العرضي للورقة، ويقع تحت البشرة العلوية؛ والنسيج الإسفنجي، وهو عبارة عن خلايا برنشيمية توجد بينها فراغات بينخلوية بوفرة، وتقع بين النسيج العمادي والبشرة السفلية. والورقة التي تحتوي على مثل هذا التركيب يقال لها ظهر بطني؛ والورقة التي تحتوي على نسيج عمادي على كلا الجانبين يقال لها متماثلة الجانب Isolateral أو متماثلة الجانبين. وفي بعض الأنواع تحدث الأوراق المركزية، أي الأوراق المتماثلة القطر تقريباً والتي يتكون فيها النسيج العمادي حول كل المحيط.

والعديد من المرستيمات، التي تعمل معاً أو في تعاقب، تساهم في نمو الورقة. وتعطي هذه المرستيمات أسماء طوبوغرافية؛ وهي قمي ووحشي adaxial وحافي plate ومرستيم بيني (شكل 2-5). ويوجد اختلاف كبير في شكل الورقة في الأنواع المختلفة، أو في نفس النوع في أوقات مختلفة أو تحت ظروف بيئية مختلفة،



(شكل 2-5) رسم تخطيطي يوضح المرستيمات المختلفة لمنشأ الورقة كما يرى (أ) في القطاع الطولي (ب) وفي القطاع العرضي.

وهو يرجع في الحقيقة إلى النشاط النسبي ومدة نشاط هذا المرستيم. ويشابه تماماً، إلا أنه لم يكن واضحاً دائماً، والمعاملات التجريبية التي تؤثر على شكل الورقة هي في الحقيقة تؤثر على نمو مرستيم واحد أو أكثر من هذه المرستيمات. وسوف توجه الدراسات التالية ناحية تفسير النتائج التجريبية بالنسبة إلى النشاط المرستيمي، التي تقودنا إلى فهم أحسن لتحكم نمو الورقة.

تكوين ونمو وتطور الورقة

(Formation, Growth and Development)

يتكون منشأ الورقة في المرستيم القمي للغصن في المركز، وتترتب المراكز بانتظام طبقاً للتوزيع الورقي، كما سبق شرحه في فصل 3. وهذه المراكز هي على قمة المرستيم القمي، على مسافات متساوية من القمة (انظر فصل 3). وأثناء تكوين البلاستوكرون، أي الفترة بين منشأ ورقة واحدة ومنشأ الورقة اللاحق، وتتغلب قمة الغصن في الحجم، وتعتمد الكمية على حجم منشأ الورقة بالنسبة إلى قمة الغصن. وتحدث حالات مختلفة في المرستيم القمي قبل ظهور منشأ الورقة؛ بغض النظر عن عمومية ظاهرة تكوين الورقة في المملكة النباتية، وهذه الحالات، غير مفهومة حتى الآن. مع ورود بعض الأمثلة للتعقيد الذي يمكن حدوثه. وفي قمة، غصن *Narcissus*، على سبيل المثال، عدد الخلايا في الانقسام على القمة حيث منشأ الورق اللاحق سوف يتكون من حوالى ضعف ذلك الذي يحدث في القمة المقابلة¹³⁵، وفي البازلاء، إحلال الخلايا والتغيرات في البلاستوكرون، أي قبل وقت ظهور منشأ الورقة^{338 و 339}. ولقد أوضحت دراسات الكيمياء النسيجية زيادة في RNA عند مركز منشأ الورقة الفتية²¹¹. مع وجوب حدوث التغيرات الكيموحيوية الأخرى.

والعلامة التركيبية الأولى لبداية الورقة في الانقسام البريكليني على جناح القمة، غالباً في الطبقة الثانية أو الثالثة للخلايا (الشكل 3-5 و 4-5 ح). وفي ذوات الفلقة الواحدة، ربما تحدث الانقسامات البريكلينية في الطبقة السطحية للكساء؛ وفي ذوات الفلقتين؛ في الغالب تنقسم طبقة الكساء الخارجية احديدياً فقط لتعطي بشرة منشأ الورقة الفتية. وفي الغالب يتبع بدء الانقسام البريكليني بواسطة انقسام لاحق للخلايا المجاورة التي تحتها. (شكل 3-5)، مما ينتج عنه الارتفاع التدريجي لمنشأ الورقة فوق سطح المرستيم القمي.

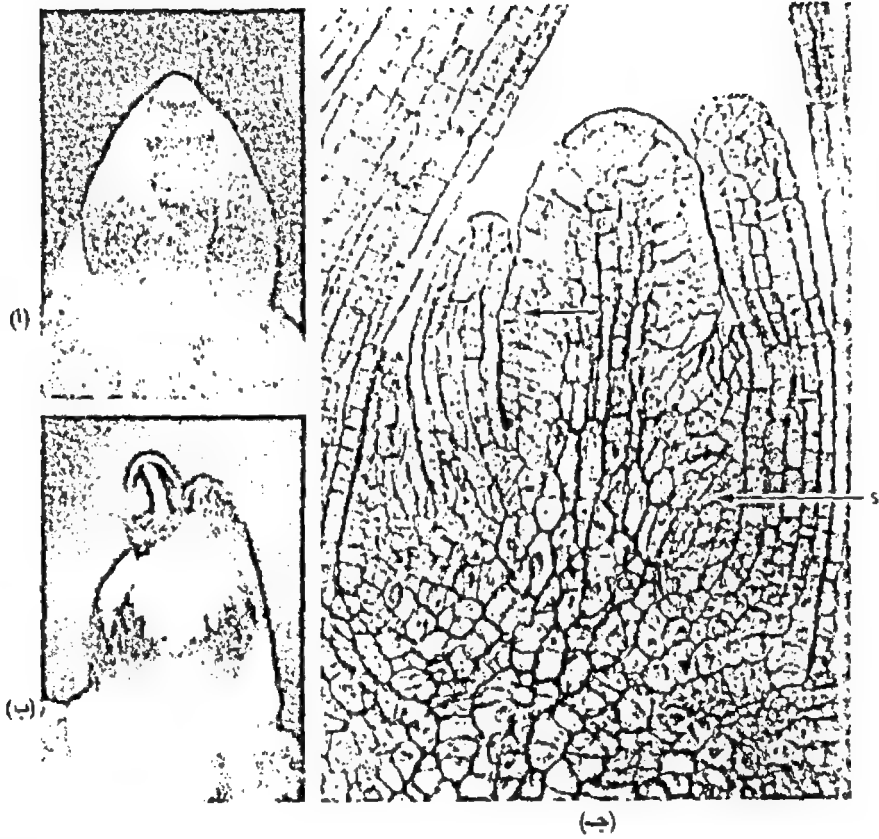
وفي الأنواع التي بها غمد في قواعد أوراقها، مثل الأعشاب النجيلية، تنتشر الانقسامات جانبياً من المركز الأصلي للمرستيم القمي، وينتج عنها منشأ الشكلي



(شكل 3-5) تداخل الورقة في البازلاء. يشير السهم إلى منطقة تداخل الورقة؛ يمكن رؤية الانقسام البريكليني في الطبقة الثانية. $300 \times$.

صليبي الذي لم يتماثل ظهر بطني إلى الآن، ولكنه سميكت عند نقطة المنشأ ومستدقة في الجانب الآخر³⁹⁵. يبدأ منشأ الورقة في النمو عمودياً، وينتشر الانقسام أيضاً ثانية حول القمة، مؤدياً إلى النمو العلوي لرقبة أو حافة النسيج حول محيط قمة الغصن (شكل 4-5 أ و د). وهذا أقصر من مكان النمو الأصلي، قمة منشأ الورقة. وإحدى النتائج لهذا النمو هو أن القطاعات الطولية لمنشأ الورقة على القمة تمر أيضاً خلال الغمد على الجانب المقابل للقمة (شكل 4-5 ح).

ومنشأ البراعم الإبطية لا تتكون في الغالب حتى يكون منشأ الورقة في البلاستوكرون الثاني أو الثالث (انظر فصل 3). وفي الأنواع التي توجد أدينات بأوراقها، يتكون نمو صغير على أحد الجانبين لمنشأ القاعدة في الغالب من البلاستوكرون الثاني أو الثالث (شكل 1-5 أ و ب). وفي الأنواع النباتية التي بها أوراق مركبة رافية، مثل الترمس (شكل 1-5)، ويصبح منشأ الوريقة واضحاً في حوالي البلاستوكرون الثالث. وتتكون نتيجة ترسيخ العديد من مراكز النمو مع اعتراض مساحات حيث يوجد نمو قليل. وتتكون الأوراق الريشية على مناطق المرستيم الحافي، وابتدؤها يتأخر في الغالب حتى البلاستوكرون الأخير.



(شكل 4-5) قمم الفصن ونمو منشأ الورقة في القمح (أ) و(ب) قمم الفصن الحية ترى بزوايا مختلفة، توضح منشأ غمد منشأ الورقة. أزيل منشأ الورقة المسنة، وبذلك تبرز قمة الفصن. 50 x (ج) قطاع طولي لقمة الفصن. يشير السهم إلى الانقسامات البريكينية التي ينتج عنها تكوين منشأ الورقة الجديدة. 1. منشأ الورقة: S، الغمد 200 x.

(by courtesy of Dr. B.C. Sharman).

(Apical and intercalary growth)

النمو القمي والبيني

وفي المراحل المبكرة بعد بدايته، على سبيل المثال، في الرز أثناء البلاستوكرون الثانية³⁰⁵، نجد أن الكامبيوم الأولي يظهر بجلاء النمو القمي. وهكذا يكون تركيباً طويلاً يظهر من المستقيم القمي (شكل 3-5). وفي البازلاء قدرت الزيادة في طول الكامبيوم الأولي أثناء البلاستوكرون بحوالي 60 ملليمكرون³³⁷. وفي الكثير من الأنواع النباتية، النمو العمودي يكون أكثر على الجانب السفلي لمنشأ الورقة، أي في

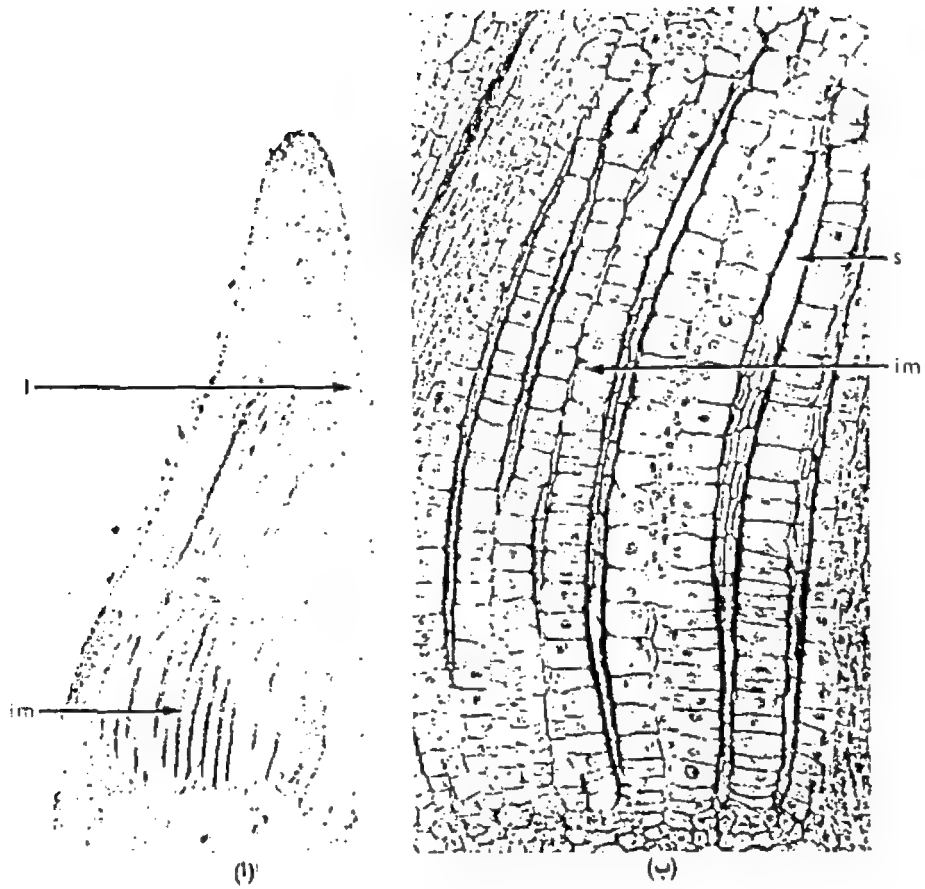
الجانب البعيد عن المحور أو قمة الغصن. والنتيجة، غالباً ما ينحني منشأ الورقة الفتى حول المرستيم القمي، مانحاً إيّاه بعض درجات الحماية.

وفي السرخس، نمو قمة الورقة يطول وهناك خلية قمية مميزة. وفي أوراق مغطاة البذور، في العادة لا توجد بداءات قمية محددة ويتوقف نمو القمة مبكراً نسبياً في تطور منشأ الورق الفتى¹⁸⁸. والامتداد المتلاحق للورقة هو نتيجة الانقسام العام للخلية والتوسع خلال منشأ الورقة. ويتوقف انقسام الخلية أولاً عند قمة الورقة، على الأقل في القاعدة³⁴⁶، وهكذا نجد أن تمدد الورقة يأتي من نمو المرستيم البيني (شكل 5-5)، باستثناء الأطوار المبكرة. وفي معظم ذوات الفلقة الواحدة هناك وضوح قليل للمرستيم البيني عند قاعدة منشأ الورقة. ومثل هذا المرستيم يوجد أيضاً في أوراق زنابق الماء (شكل 5-6)، ومسؤول عن استطالة العنق الذي يرفع النصل فوق سطح الماء. ويستمر الانقسام بطريقة ما لتكون ملفات طولية من الخلايا المساهمة في تمدد الورقة (شكل 5-6 ب). ويتضح من الأوراق الخضراء لنبات النرجس عدم وجود نمو القمة في المنشأ، ولكن الاستطالة ناتجة عن النشاط البيني¹³⁶.



(شكل 5-5) قطاع طولي لمنشأ الورقة النامية لنبات القبرصية. حالة المرستيم البيني التقريبية. (im) في ورقة واحدة المشار إليها بواسطة الاسم. قمة الغصن على يسار الصورة، نمو السلمية 150 x.

(Slide by courtesy of DR. J.B. Fisher).

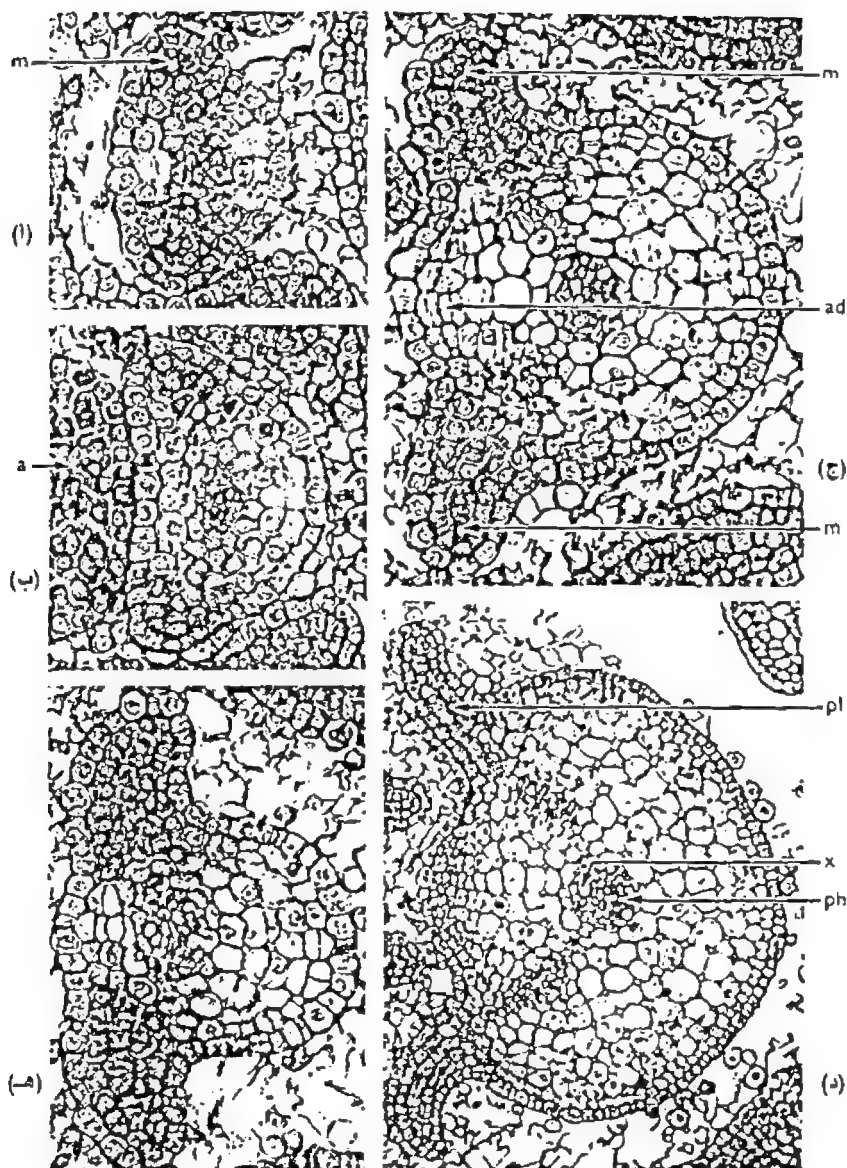


(شكل 5-6) قطاع طولي لمنشأ ورقة Nuphar. (ا) قطاع طولي لكل المنشأ. im المرستيم البيني، نصل الورقة ملفوف. 40 x. (ب) قطاع طولي لجزء من المرستيم البيني (im) وبه مسافة بينية (s) خلية صغيرة لنسيج الكامبيوم أيضاً موجود. 150 x.

(Marginal growth)

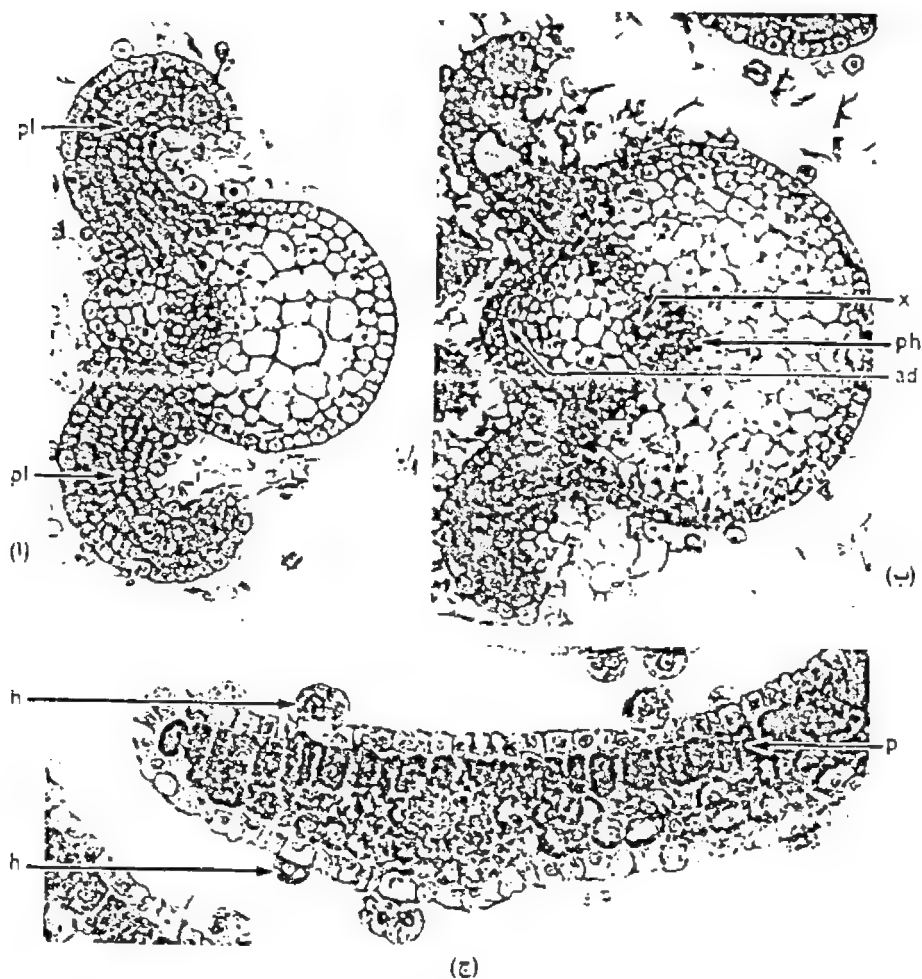
النمو الحافي أو الجداري

عندما يصل الظهر بطني الفتى لمنشأ الورقة بعض الارتفاع تظهر انتفاخات صغيرة أو نموات جانبية على أحد الجانبين (شكل 5-7). وهذا يكون المرستيمات الحافية، وينشأها يتبقى عدد طبقات خلايا النسيج الوسطي في النصل. ويصبح المرستيم الحافي متميزاً أولاً في أطوار مختلفة طبقاً للأنواع النباتية. وفي كور العبيد xanthium، يصل منشأ الورقة إلى حوالي 0.22 ملليمتراً عند منشأ النمو الحافي³⁴⁸؛

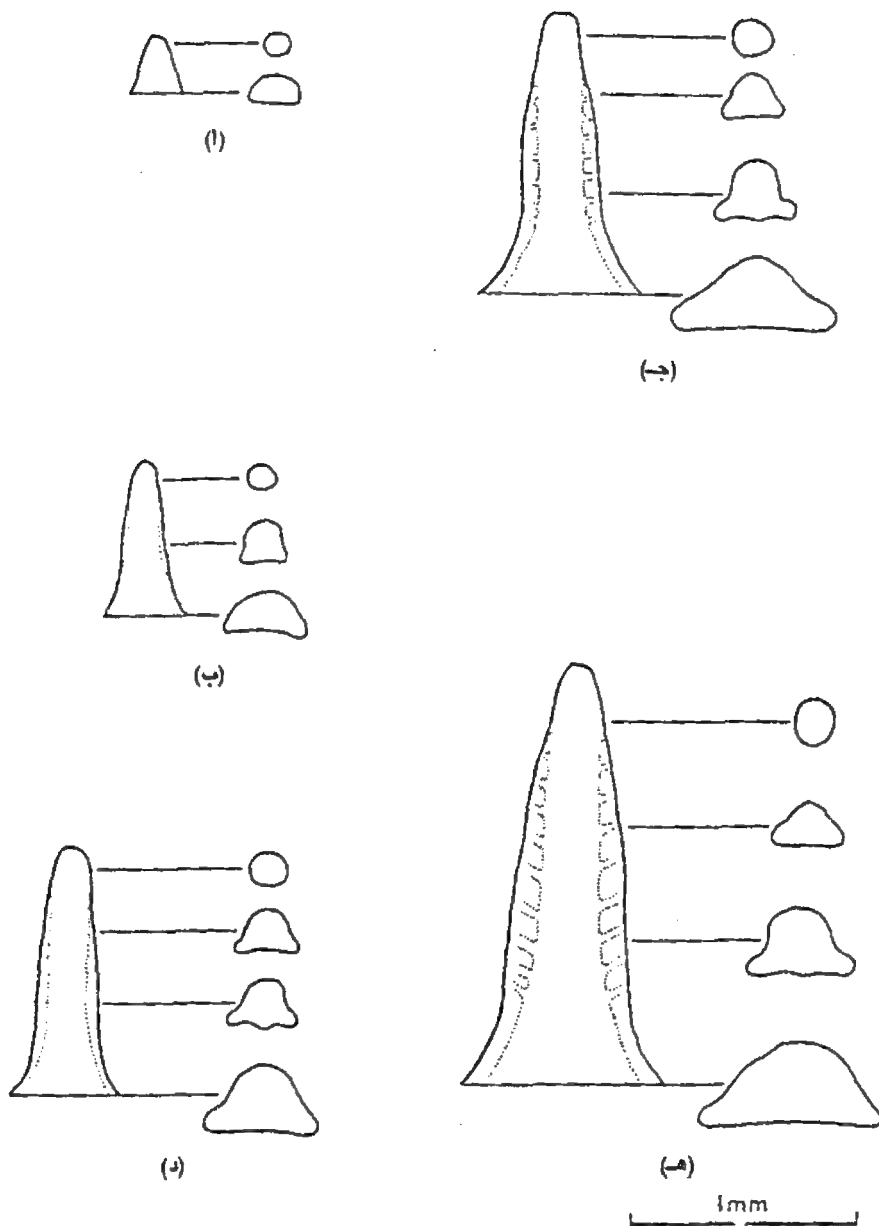


(شكل 7-5) قطاع عرضي لمنشأ الورقة لعشب alligator، قمة الغصن من اليسار لكل صورة. (ا) - (د) منشأ الورقة من قمة غصن واحدة. (ا) منشأ الورقة الثانية الأصغر، $p_2 \times$. (ب) نفس المنشأ أكثر قريباً. (ج) منشأ الورقة الثالثة الأصغر، p_3 مع المرستيم العلوي الجيد التكوين. (د) p_4 من نفس القمة. اللحاء الأولي والخشب الأولي تمايزا في حزمة العرق الوسطي، والمرستيم اللوحي (pl) قد تكون. (هـ) متأخر p_2 من قمة مختلفة. a، قمة الغصن؛ ad، المرستيم العلوي؛ m، المرستيم الحافي؛ ph: اللحاء الأولي؛ pl المرستيم اللوحي؛ x، الخشب الأولي. (ا) و (هـ)، $300 \times$ ؛ (د)، $150 \times$.

ويحتفظ المرستيم الحافي بنشاطه لفترة تصل إلى حوالي 23 يوماً³⁴⁹، وتترسخ 6 طبقات في الورقة³⁴⁸. وفي القطاعات العرضية لمنشأ الورقة الفتية تظهر المرستيمات الحافية عند حواف تنية (أو شفة) النسيج البارز من العرق الوسطي المستقبلي (شكل 7-5 و 8-5). وفي شكل 9-5 و 10-5 نمو حواف الورقة وأوعيتها في أوراق الدخان موضحة تخطيطياً كما تظهر في المنظر الطولي والقطاع العرضي على مستويات مختلفة.

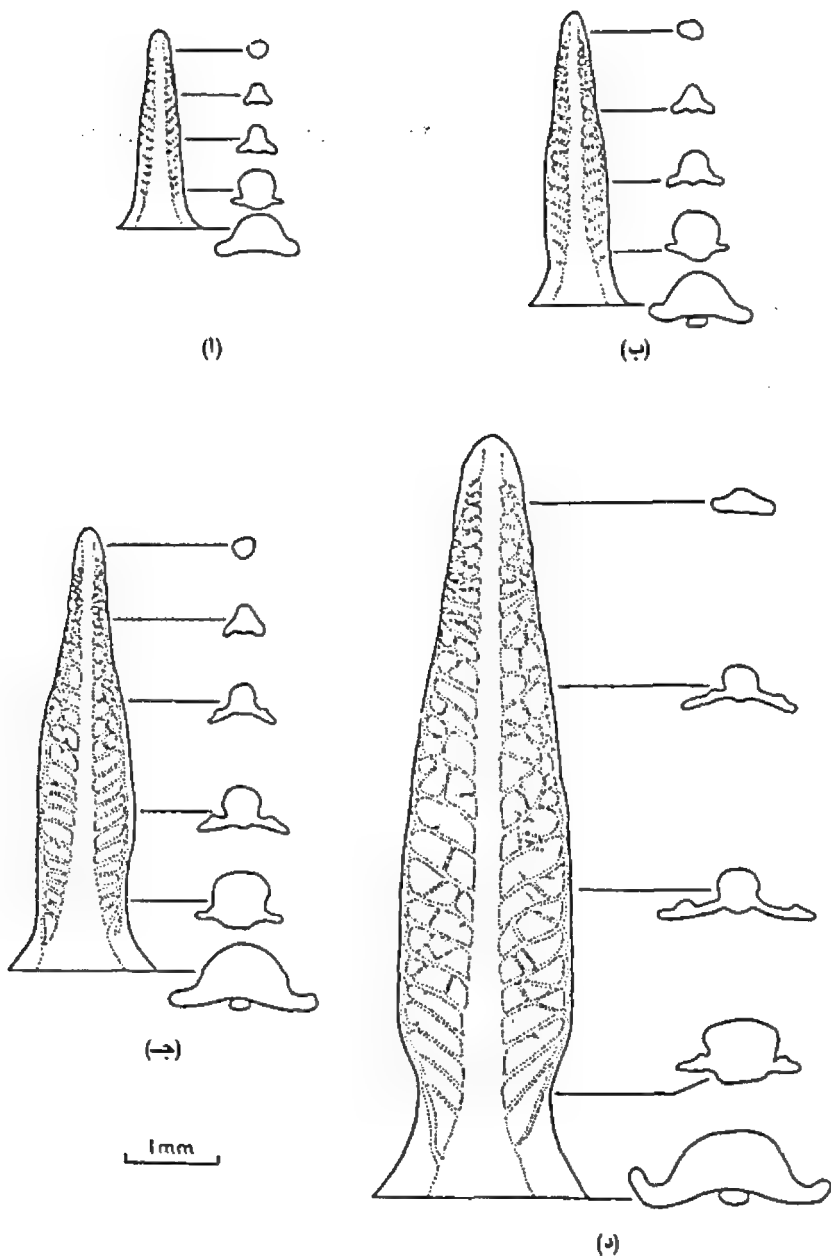


(شكل 8-5) قطاع عرضي للأوراق النامية. (أ) و (ب) قطاعات على مستويات مختلفة من نبات *alternanthera*, (ب) أصبحت أكثر قريباً. 150 x. (ج) قطاع عرضي لمنشأ ورقة *callitriche*. فصل الورقة الطائي لنباتات الماء رقيق ويظهر تمايزاً مبكراً للنسيج العمادي (p) وكذلك العديد من الشعيرات الغدية (h). 300 x, ad, المرستيم العلوي; ph اللحاء pl, المرستيم اللوحي; x, خشب.



(شكل 5-9) مخطط القطاع العرضي والقطاع الطولي لمنشأ ورقة الدخان، في مراحل متتابعة من النمو. نمو النصل كما أشير إليه بواسطة الخطوط المنقطة؛ في (d) و (e) امكنة العروق الرئيسية الجانبية أيضاً موضحة.

(From Avery, ²⁰ Figs. 1 and 3-6, p.566)



(شكل 5-10) مخططات المراحل المسنة لنمو أوراق الدخان، كما في شكل 5-9. في (أ) يصل طول المنشأ إلى حوالي 2.25 ملليمتر، والكامبيوم الأولي مغفول عند الطرف البعيد. في (ج) يصل طول المنشأ إلى حوالي 5 ملليمترات. نظام التعرق يمكن رؤيته في (د).

(From Avery, ²⁰ Figs, 18-21, p.572).

وفي بعض الأنواع تم التحقق من البداءات الحافية وتحت - الحافية المتميزة، التي يمكن تحضيرها بالرسومات والتي تبرز الوجهة المستقبلية لمشتقات هذه الخلايا¹⁸⁸. وفي الأنواع النباتية الأخرى، نجد أن النمو الحافي متفاوت كثيراً ولا يمكن تفسيره بواسطة الرسم البسيط⁴¹⁴؛ وبالطبع، ربما لا يكون من المحتمل تمييز البداءات الحافية وتحت - الحافية¹³⁹. ولقد استطاع Hara²⁴¹ التعرف على نوعين رئيسيين من النمو الحافي في أوراق ذوات الفلقتين - الحافي وتحت - الحافي - وقسم الأخير إلى ثلاثة أنواع تحتية، العلوي والسفلي والوسطي، طبقاً إلى أي من الطبقات التي تعطي الكامبيوم الأولي. ولقد أوضح في تقريره، أن أوراق الأنواع الخاصة لا تظهر دائماً نفس النوع من النمو الحافي؛ وهذا ربما يتفاوت حتى في الفصل الواحد. وهذه الحالة تذكّر بما يخص تصنيف المرستيمات القمية للغصن التي سبق شرحها في فصل 3؛ ومن المحتمل أنه لا أحد من أنواع تنظيم النمو ثابت بقدر كاف للتصنيف لكي يكون ذا مغزى كبير.

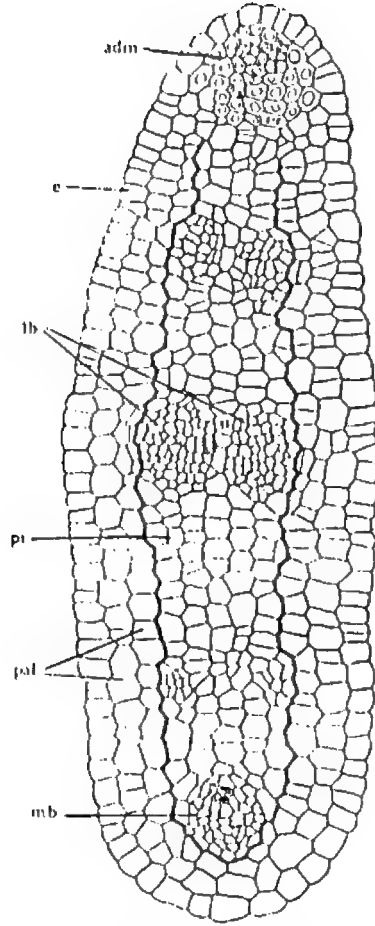
وفي أوراق الأعشاب النجيلية، نجد أن النمو القمي والحافي ليس عملية مميزة³⁰⁵؛ وأوراق النرجس أيضاً ليس لها نمو حاف مميز¹³⁶، ولكن في الأوراق العريضة لذوات الفلقة الواحدة لا يحدث النمو الحافي⁴¹⁴. وهذا بالطبع متوقع من شكل طبيعة الورقة، على سبيل المثال، في الأجناس مثل Hosta وبصل الزيز Eichhormia المائي.

(Adaxial growth)

النمو العلوي للسطح

وفي أوراق الكثير من ذوات الفلقتين يتكون شريط من الخلايا تحت السطح العلوي للبشرة ينقسم بريكلينياً ويساهم في سمك الورقة¹⁸⁸. وهذا المرستيم العلوي أو المجاور للمحور (شكل 2-5 ب و 7-5 ج) يقع في الغالب مركزياً ويساهم بالخصوص في النمو للعنق والعرق الوسطي. وفي بعض الأعضاء الورقية، على سبيل المثال، في الساق الورقية للسنط⁴⁷ وورقة البلوطة، ستناقش لاحقاً بشيء من التفصيل، وهذا المرستيم العلوي نشط جداً وينتج عنه تكوين ما يشبه تركيب النصل وهو مقلطح جانبياً، بدلاً من ظهر بطني (شكل 11-5 و 12-5).

ولقد فحصت الدراسات الحديثة نمو السطح العلوي بشيء من التفصيل، يلقي بعض الضوء على التحكم السوراثي لنمو الورقة. وما يسمى بوحيد السطح لأوراق البلوطة وبعض ذوات الفلقة الواحدة مقلطحة جانبياً، أي يمتد النصل في الخط



(شكل 11-5) قطاع عرضي لعنق ورقة السقط. (الارتفاع 1020 μm). نشاط المرستيم العلوي (adm) يتوقف تقريباً. قمة الفصن سوف تكون ناحية قمة الصفحة، على سبيل المثال، العنق الورقي المفلطح في الخط القطري للفصن. e، البشرة؛ mb، الحزمة الوعائية المتوسطة (أي العلوي) للعنق السورقي؛ lb، الحزمة الجانبية؛ phl، النسيج العمادي الفتحي؛ pi، برنشيمة مركزية.

(From Boke, 47, Fig. 18, p.82).

القطري (شكل 12-5). وفي البلوطة تنضج قمة الورقة إلى قمة نحيلة في الطور المبكر، والنمو التالي قاعدي وبيني³⁰⁴. وهناك غمد قاعدي أو المنطقة الورقية السفلية، ومنطقة الورقة العلوية تشتمل على «النصل». وأثناء تطور النمو يتركز أولاً في المنطقة العلوية للورقة، ولكن يزداد معدل الاستطالة في الورقة السفلية في ما بعد.

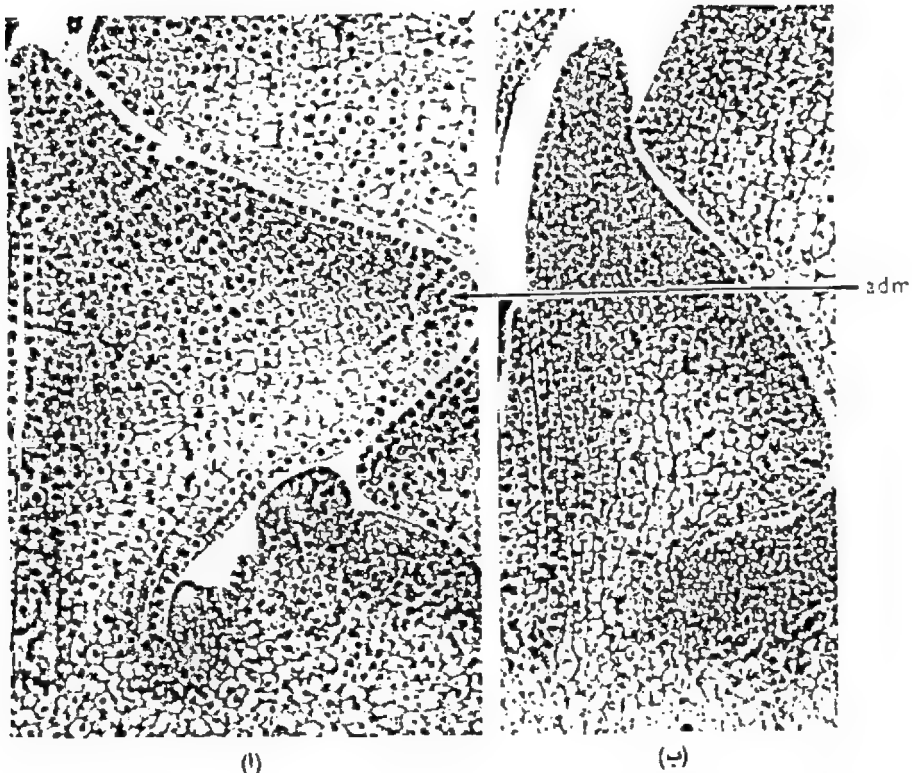
والنمو العلوي للسطح يصبح واضحاً أولاً عندما يصل طول الورقة من 30-40



(شكل 12-5) Acorus (ا) قطاع طولي لمنشأ الورقة يصل $120 \mu\text{m}$ ، يوضح النشاط الكبير للمرسّيم العلوي (adm) والانقسام الحديث للخلايا عند القمة، a، 440. (ب) قطاع عرضي لمنشأ الورقة طوله $224 \mu\text{m}$ من مجموعة Wisconsin. مكان قمة الفصن ناحية قاعدة الصفحة، يمتد المنشأ في الخط القطري، نتيجة للنشاط المرسّيم العلوي (adm) $500 \times$.
(From Kaplan, ³⁰⁴ Figs. 36 and 49, pp.344 and 350).

ميكرومتر. والكثير من ملفات الخلايا المترصّفة قطرياً تتربّب بالانقسام السريع في المنطقة العلوية. وتدرجياً يبطل النشاط المرسّيمي المتمركز بواسطة النمو البيني الأكثر انتشاراً. وينتج عن هذا المرسّيم العلوي النشاط جداً (شكل 12-5)، والمرستيمات البينية المتلاحقة على كلا الجانبين للمنطقة المركزية «العرق الوسطي الثانوي» تمدد هائل للورقة في الخط القطري، أي أنه قطري بدلاً من ظهر بطني، (الاشكال 12-5 و 13-5). وتتمايز اشربة الكامبيوم الأولي في أزواج على كلا الجانبين من الورقة من مشتقات المرستيمات البينية في الأجنحة العلوية والسفلية للورقة.

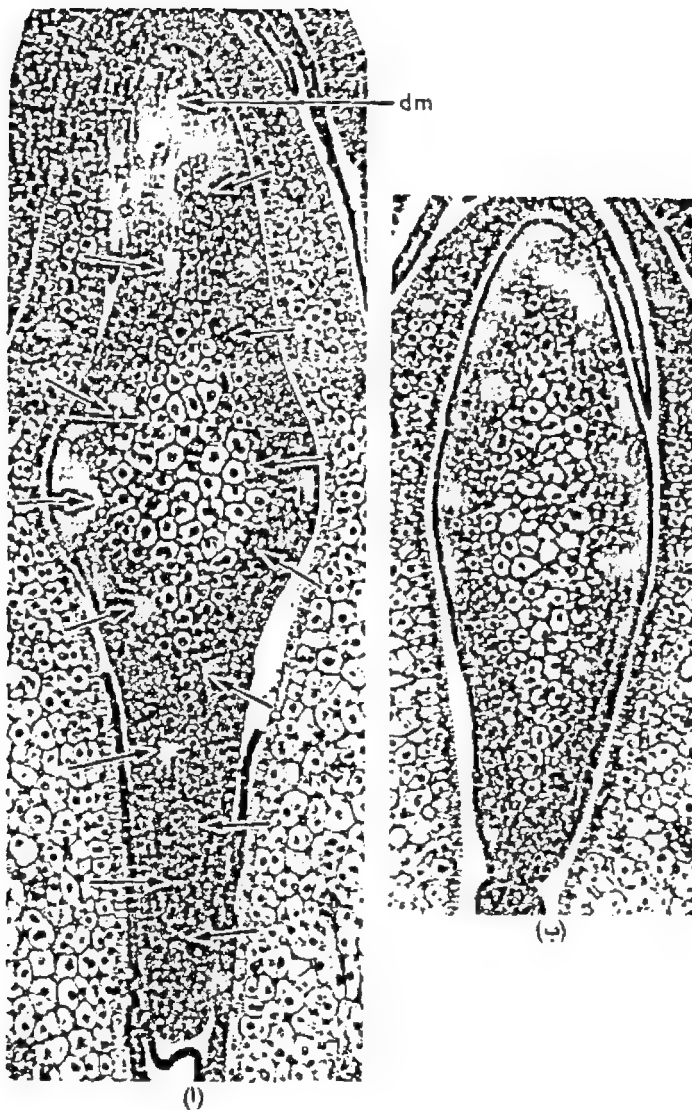
شاهد koplan ³⁰⁴ ملاحظات مهمة في ورقة البلوطة التي جمعها من مكان في



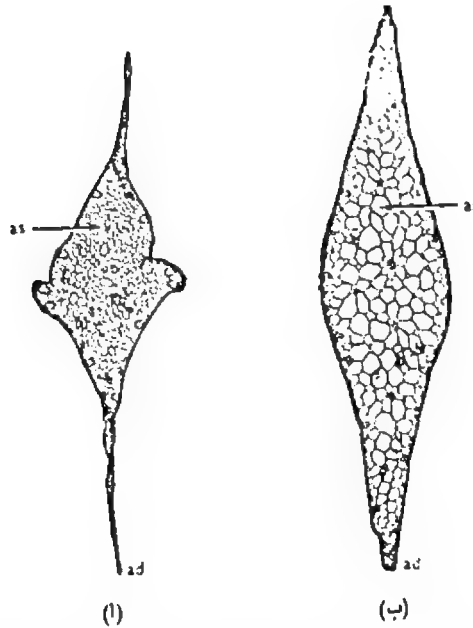
(شكل 5-13) قطاع طولي متوسط لمنشأ ورقة Acorus. (أ) يصل طول المنشأ $385 \mu\text{m}$ من مجموعة Wisconsin. المرستيم العلوي (adm) أعطى النمو العلوي الواضح. (ب) طول المنشأ $370 \mu\text{m}$ من مجموعة Iowa. توضح نمواً علوياً أقل. كلاهما $195 \times$.

(From Kaplan, ³⁰⁴ Figs 42 and 43, p.346).

Iowa أنها تختلف نسبياً في نموها عن تلك الورقة التي جمعها من Wisconsin. والأوراق التي جمعت من Iowa تمتلك نمواً قطرياً محدوداً (قارن أ و ب في الأشكال 5-14 و 5-15). والقياسات القطرية للقطر المرسومة ضد نمو الأوراق من مجموعتين أوضحت تقدماً مميزاً في النمو النسبي (شكل 5-16 أ). وترجع هذه الفروق إلى الفروق في عدد الخلية (أي النشاط المرستيمي) وليس إلى حجم الخلية الذي يمكن توضيحه بواسطة الرسم البياني لعدد الخلايا عبر صف قطري واحد مع طول الورقة (شكل 5-16 ب). وفي هذا التوزيع الجغرافي نجد أن فروق البداية في نشاط المرستيم العلوي تزيد أثناء النمو الأخير وتنتج عنها فروق ملموسة في البعد القطري. ويتطابق هذا مع حدوث 6-7 أزواج من الأشرطة الوعائية في أوراق Iowa، مقارنة مع 13 زوجاً في أوراق Wisconsin من الطول نفسه (شكل 5-15).

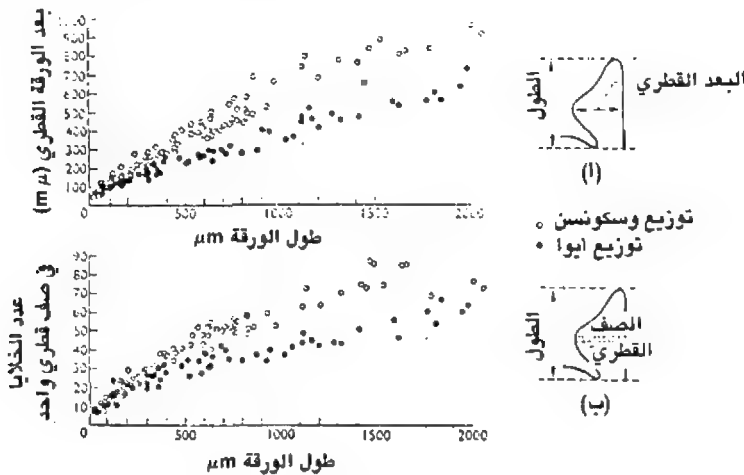


(شكل 14-5) قطاع عرضي في أوراق Acorus المتساوية الطول من مجموعات Wisconsin و Iowa. (أ) من مجموعة Wisconsin. العرق الوسطي الظهر (dmi) والعديد من أشربة الكامبيوم الأولي (الأسهم) تمايزت. نشاط المرسيم اللوحي يمتد بالورقة في الخط القطري. (ب) من مجموعة Iowa. تحد منطقة النسيج الناضج من تشابه ورقة Wisconsin. حزم أشربة الكامبيوم الأولي تمايزت. قارن شكل 5-15 كلاهما x 165. (From Kaplan, ³⁰⁴ Figs. 41 and 52, p.350)



(شكل 5-15) قطاع عرضي للأوراق الناضجة لنبات Acorus من (a) Wisconsin، و (ب) مجموعة Iowa. فراغات هوائية واضحة. (as) موجودة. ad المكان العلوي. لاحظ الفرق في شكل ونضج الأوراق. قارن شكل 5-14 كلاهما $\times 6$.

(From Kaplan, ³⁰⁴ Figs. 53 and 54, p.350)



(شكل 5-16) العلاقة بين البعد القطري، عدد الخلية وطول الورقة، إلى حوالي $200 \mu m$ (2 ملم) في الطول من Wisconsin ومجموعة Iowa لنبات Acorus. في (ب) العلاقة بين عدد الخلية في صف قطري واحد وطول الورقة مبيناً.

(From Kaplan, ³⁰⁴ Fig. 62, p.356)

وفي أوراق Iowa، لا يوجد نشاط مرستيمي سطحي فقط (شكل 5-13 أ و ب) ولكن يوجد نمو قمي مبكر وأكثر تمداً للورقة مقارنة بأوراق Wisconsin.

ويظهر أن هناك تفاعلاً بين القطر ومكونات قمة النمو أثناء النمو المبكر للورقة البلوطة. إلا أن الدراسة اللاحقة مطلوبة، وتقترح الأدلة الحاضرة أن الفروق المبكرة في تطور المسارات بين الأوراق التي تجمع من مركزين محددين وراثياً أكثر من العوامل الناتجة في البيئة.

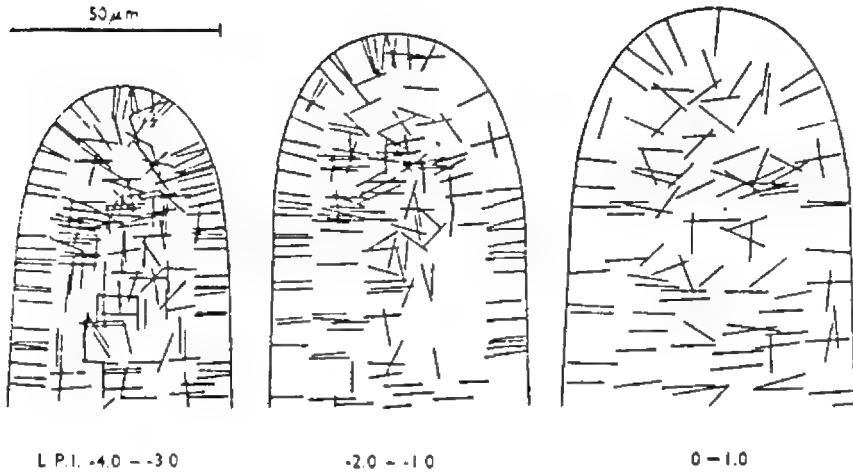
ولقد تركت دراسات Kaplan³⁰⁴ على نبات البلوطة و Boke⁴⁷ على نبات السنط بعض الشك في أن ورقة البلوطة والساق الورقية للسنط أعضاء متجانسة. وفي نباتي السنط والبلوطة، نجد أن النمو الحافي قد انخفض لصالح نشاط المرستيم السطحي، الناتج عن امتداد العضو الورقي في الخط الوسطي. وفي البلوطة يستمر التمدد القطري على كلا الحافتين وهو مزدوج الاتجاه، على النقيض من الاتجاه الأحادي للنمو القطري في السنط. وعند مقارنة أوراق البلوطة مع الأوراق الأخرى للعائلة القلقاسية يشاهد أن النشاط المرستيمي للسطح العلوي والسفلي تشكل في البلوطة وهو معبر عنه قليلاً فقط في أشكال الورقة الظهر بطني التقليدي في العائلة³⁰⁴.

تكوين طبقات الخلية: المرستيم اللوحي

(Formation of cell layers: plate meristem)

ونتيجة لنشاط المرستيمات الحافية يترسخ بعض أعداد طبقات خلايا النسيج الوسطي في النصل في الطور المبكر من النمو (شكل 5-7). وتنقسم هذه الخلايا احديديابياً ويمتد النصل جانبياً (الشكال 5-7 و 5-8). وتنقسم كل خلية لتعطي لوحاً صغيراً من الخلايا، والنصل كله يقوم بوظائف ما يسمى المرستيم اللوحي (شكل 5-2). وهذا في الغالب يساهم في النمو الجانبي للورقة بدلاً من تغليظها، ولكن في كور العبيد تحدث بعض الانقسامات البريكلينية وتكون طبقات إضافية. وتشير هذه التجارب النباتية باستعمال المواد المشعة إلى أن المرستيم اللوحي نشط لمدة 3 أيام بعد توقف النمو الحافي، ولكن كلا المرستيمين نشط لمدة 23 يوماً³⁴⁰ تقريباً. ولقد لوحظت فروق قليلة بين وظائف المرستيمات اللوحية والمرستيمات الحافية.

وتحليل الانقسامات الخلوية الحديثة عند حافة نصل أوراق كور العبيد في ثلاثة أطوار من النمو (شكل 5-17) أوضحت أن الانقسامات السائدة في منشأ البشرة (أو البشرة الأولية) احديديابية، أي بزاوية قائمة على السطح. وفي المنطقة الامامية للورقة داخلياً في قطر يصل إلى حوالي أربع خلايا من الحافة يمكن اعتبارها كجزء من



(شكل 5-17) رسم تخطيطي يوضح توجيه صفائح الخلية في القطاعات العرضية العديدة. حواف كور العبيد، في ثلاث مراحل ممثلة بواسطة بلاستوكرون الورقة (Lp1). السطح العلوي إلى اليسار. (From Maksymowych and Erichson, ³⁴⁸, Fig.5, p.455).

المستقيم الحافي، والخلايا المزاحة عن القمة تعتبر كمستقيم لوحى. والانقسامات السائدة في كلتا المنطقتين عند الزاوية القائمة بالنسبة للخط الأفقي تتطابق مع النمو الجانبي للنصل ³⁴⁸.

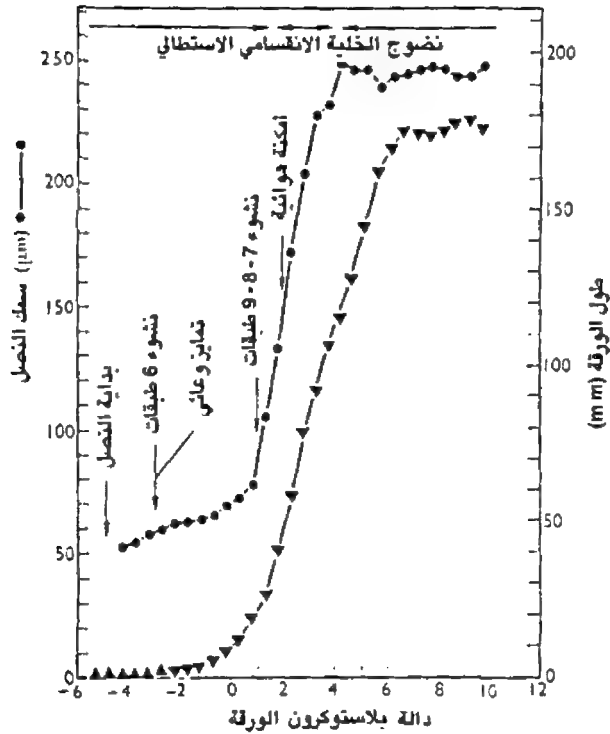
وفي الغالب يتميز النسيج العمادي تدريجياً من الطبقة العلوية للنسيج الوسطي المتكون بواسطة المستقيم الحافي، والنسيج الاسفنجي من طبقة السطح السفلي وفي بعض الأحيان أجزاء من الطبقة الوسطى، والكامبيوم الأولي من العروق من الطبقة (أو الطبقات) الوسطى. وكما سبق ذكره، نجد أن الطبقة التي تعطي الكامبيوم الأولي متفاوتة ²⁴¹.

وفي شكل 5-18 ترسيخ وتمايز الأنسجة المختلفة في الورقة النامية لكور العبيد له علاقة بطول الورقة وسمك النصل. ومن الواضح أن معظم طبقات النسيج تتكون قبل ارتفاع الورقة الفتية.

نمو أو تطور الأوراق المركبة

(Development of compound leaves)

وفي الأوراق الريشية، يتكون منشأ الوريقات حافياً إما في تعاقب قاعدي أو في تعاقب قمى، أو تبدأ مركزياً تقريباً وتتمايز قمياً وقاعدياً. وتتبع كل وريقة منهج نمو



(شكل 5-18) رسم بياني يوضح مراحل النمو، كما هي ممثلة بواسطة التغير في دالة بلاستوكرون الورقة (L.P.I.)، والذي تحدث فيه العملية المشار إليها في أوراق كور العبيد. (From Maksymowych and Erickson, ³⁴⁸ Fig. p.455)

مشابهاً لكامل الورقة، أي تمتلك القمة، نمواً بينياً وحافياً. وفي الأوراق المركبة التي من هذا النوع نجد أن النمو الحافي من الضروري أن يكون متقطعاً، وتنمو المناطق المتمركزة كوريفات أو فقط كفصوص، وتتم الأماكن المتداخلة بنمو قليل (في حالة الأوراق المفصصة) أو لا تمر. وهذا النمط من النمو يمكن تحويله تجريبياً كما أشر في القسم الأخير من هذا الفصل.

وتطور الورقة المفصصة لنبات القنطريون (أو المرار) *Centaurea solstitialis* موضح في شكل 5-19. ويظهر منشأ الأوراق المفصصة أولاً كنموات لحافة منشأ الورقة الفتية؛ وفي هذه الأنواع تعتبر المشاهدة الأولى في المنشأ السابق من القمة، P_7 (شكل 5-19 ب). وتتكون الفصوص قاعدياً، ويمتلك المنشأ المسن عدداً كبيراً من منشأ الفص (شكل 5-19 د - و). وتطور فص الورقة من هذا النوع هو نتيجة للتمايز النشط لحافة الورقة، وتظهر بعض المناطق (الفصوص المستقبلية) نشاطاً

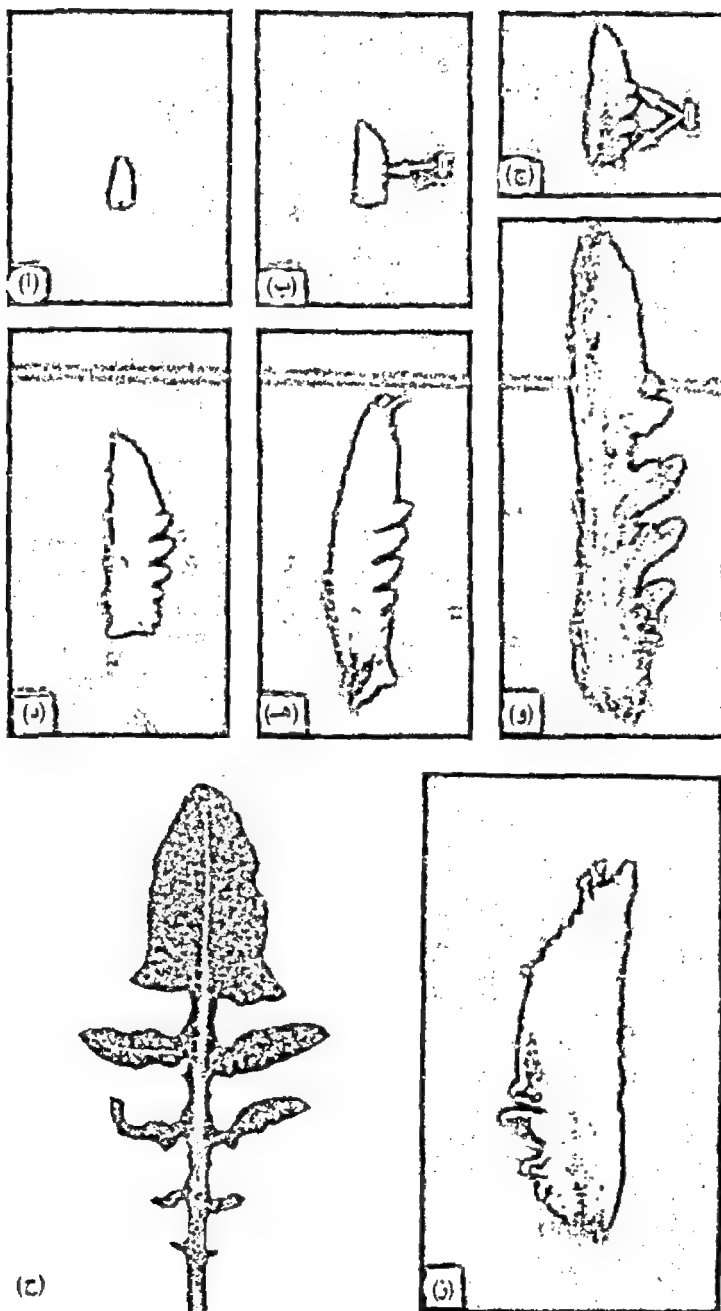
مرستيمياً هائلاً، بينما في المناطق الأخرى (جيوب المستقبل أو المناطق التي بين الفصوص) يوجد القليل أو لا يوجد. ويتزامن نسيج الكامبيوم الأولي مع تطور الفصوص. ونمو الورقة الكامل موضح في شكل 19-5 ح.

انقسام الخلية وتمدها (Cell Division and Expansion)

ويشتمل نمو الورقة الفتية على انقسام الخلية وتوسعها. ويستمر انقسام الخلية خلال جزء كبير من حياة الورقة، يصل إلى أكثر من نصف النمو أو ثلاثة أرباعه، طبقاً للأنواع⁴⁹⁸. وفي الترمس، يتكون حوالي 90% من الخلايا في الورقة قبل ظهور البرعم⁴⁹⁸؛ وفي نصل ورقة الدخان يصل هذا الرقم إلى حوالي 62%²³⁹. وفي هذه المرحلة يصل نصل الورقة فقط إلى حوالي 28% من حجمه النهائي، مما يشير إلى أن امتداد الخلية سوف يلعب دوراً مهماً بعد ظهوره. بسبب حوالي 99% من خلايا النسيج العمادي في هذا النوع من النبات ينتج بعد ظهور الورقة من البرعم، وبسبب إطالة انقسام الخلية دورة واحدة أكثر سوف يكون لها تأثير كبير على الحجم النهائي للورقة بعد تكون العدد الضروري من الخلايا، وفي بعض الأحيان يظهر أن الحالات التي تأخذ مجراها بعد ظهور الورقة هي أكثر أهمية من ناحية تأثيرها على حجم الورقة من تلك الحالات التي تحدث قبل ظهورها²³⁹. ويتضح أن الحالات التي تحدث قبل الظهور من المحتمل أن تكون متساوية في الأهمية، حيث إنه أثناء هذا الطور يتم التوصل إلى بعض من العدد الأساسي للخلايا، وفي الأنواع الأخرى، بالطبع، نجد أن معدل الانقسام قبل انبساط الورقة يعتبر عاملاً مهماً³⁶³. والظهور غير الناضج، أو التمدد للورقة ينتج عنه تكوين أوراق صغيرة الحجم، كما في الكثير من البادرات. وهذه المسائل لها أهمية عملية كبيرة، حيث إن الكثير من المحاصيل يعتمد على المساحة الإجمالية للورقة التي يحرزها النبات. ويمكن التحكم في معدل نمو الورقة بواسطة الأوراق المسنة، كما في الموز³¹.

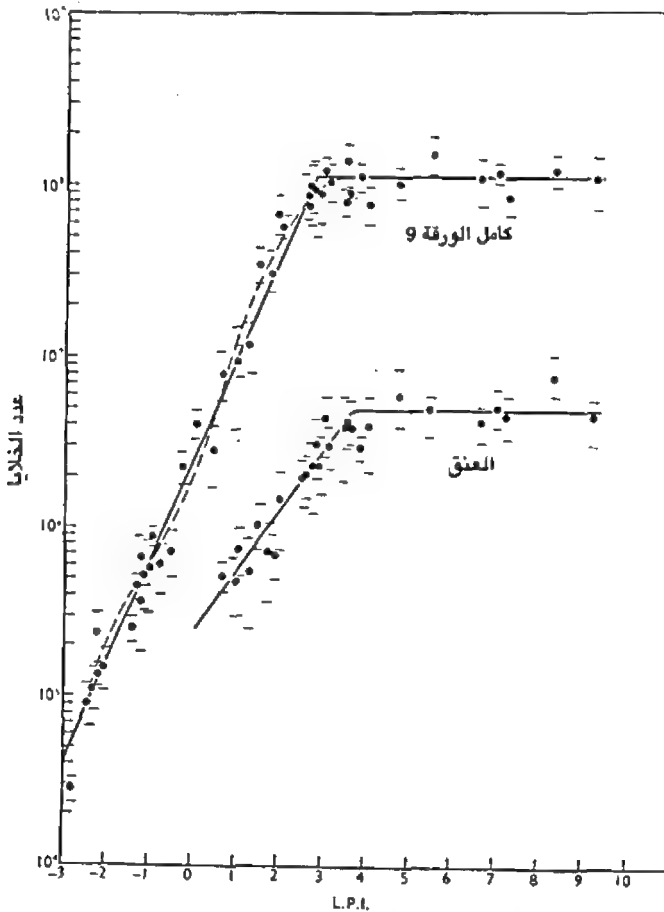
يتضاعف عدد الخلايا أثناء نمو الورقة عدة مرات. وفي النمو المبكر لورقة الدخان نجد أن الزمن المطلوب لتضاعف عدد الخلايا 0.4 يوم²³⁹ فقط؛ وفي كور العبيد يصل زمن تجديد الخلايا إلى حوالي 2.2 يوم³⁴⁵. وأثناء تكوين ورقة الترمس يشمل التجديد على 13 أو 14 خلية، مقارنة بعباد الشمس 11 و 12⁴⁹⁸ و 27 في كور العبيد³⁴⁵. وهكذا يوجد توزيع جيد من التفاوت في الأنواع المختلفة.

وفي تحليل جيد لنمو ورقة النقل *Trifolium repens*، لاحظ Denne¹³⁹ إن معدل النمو النسبي أعلى عندما يقاس أولاً بعد بدء الورقة، ثم ينخفض بعد ذلك. وفي الدخان، أيضاً ينخفض معدل النمو²³⁹.



(شكل 5-19) نمو منشأ ورقة *centaurea*. (a) - (f) المنشأ $P_{11}-P_6$ من قمة غصن واحدة ترى جانبياً،
توضح نمو الفصوص في التصل، الظهور الأولي في P_7 . 10 x. (g) المنشأ في قمة أخرى. 100 x. (ح) ورقة
صغيرة ناشجة ترى من أعلى. 1x. L. الفصوص.

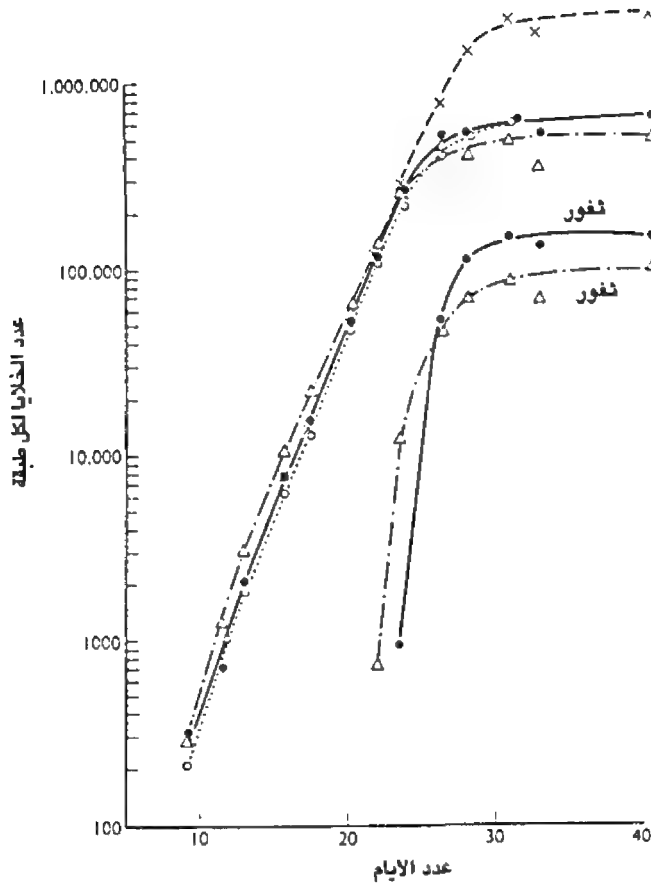
وباستعمال غصن كور العبيد، استنتج Erickson و Michellini قياس النمو، مؤشر (أو دلالة) البلاستوكرون plastochrone index. ويعمل البلاستوكرون كوحدة لقياس النمو، وأن المؤشر له علاقة طولية مع الزمن. ومؤشر بلاستوكرون الورقة (L.P.I. - م.ب.ق) لورقة كور العبيد 10 مليمترات طول هو صفر، وأن منشأ الورقة الأقصر من 10 مليمترات يمتلك دلالة بلاستوكرونية سالبة، وأن الأوراق التي لها منشأ أطول من 10 مليمترات لها دلالة بلاستوكرونية موجبة. أثناء الأطوار المبكرة من نمو ورقة كور العبيد، وهي من إحدى أوراق نباتات الفلقتين التي درست على نحو تام، ويزداد عدد الخلايا أسياً (شكل 5-20). وعندما تصل دلالة البلاستوكرون إلى حوالي 3.0



(شكل 5-20) عدد الخلايا في الورقة الكاملة وفي عنق الورقة 9 لكور العبيد (رقمت حسب ترتيب الظهور على الغصن) في المراحل المختلفة في نموها، كما هي ممثلة بواسطة دالة بلاستوكرون الورقة. (From Maksymowych, ³⁴⁶ Fig.1, p.896). (L.P.I.)

(مساو لطول الورقة 76 ملليمتر) يتساوى المنحنى، مما يشير إلى أن خلايا النصل قد توقفت عن الانقسام. ومن المهم ملاحظته أنه ليست كل مناطق أنسجة الورقة الفتية تنمو وفق المعدل نفسه. على سبيل المثال، في كور العبيد يتوقف النصل عن النمو عند حوالى 1.5 بلاستوكرون (C. 6.6 يوم) قبل العنق، وكما في الانواع الأخرى، تتوقف قمة الورقة عن الانقسام الخلوي والنمو وتصبح ناضجة حوالى 2 بلاستوكرون (C. 8.8 يوم) مباشرة مقارنة بالجزء القاعدي.³⁴⁵ و³⁴⁶ وفي داخل النصل نفسه، نجد أن النمو متفاوت للأنسجة غير الناضجة ليس منتظماً، وخاصة تمدد الخلية، إلا أن دراسات التاييمين - ^3H أوضحت أيضاً الترقيم التبايني، مما يقترح بأن تركيب DNA، والانقسام الفتيلي، يحدثان بمعدلات مختلفة. وهكذا نجد أن نمو الأوراق الفتية لكور العبيد المضاف إليها التاييمين - ^3H وأن التصوير الشعاعي الذاتي النسيجي أوضح، ما هو متوقع، بأن كمية تركيب DNA تتناقص مع عمر الورقة. وفي خلايا طبقة النسيج العمادي، تركيب DNA ثابت بين م. ب. ق. - 0.56 و 0.94 (يتطابق مع الأطوال التي تصل إلى حوالى 7.0 و 22.5 ملليمتر)، ولكن أقل في الأنسجة الأخرى؛ بين م. ب. ق. 0.94 و 2.2 (C. 22.5 - 55.0 ملليمتر) في الطول) ولا توجد زيادة، والفرق في كمية تركيب DNA بين خلايا النسيج العمادي وخلايا أنسجة الورقة الأخرى له مغزى عال. ويستمر التركيب أطول (على الأقل بلاستوكرون واحدة) وعند معدل عالي الأهمية في طبقة النسيج العمادي مقارنة بخلايا البشرة وخلايا النسيج المتوسط³⁴⁷. وعلى العموم يستمر الانقسام الخلوي عادة أطول من النسيج العمادي من مكان آخر في الورقة. وفي النصل، يتوقف انقسام الخلية أولاً في البشرة السفلى، ثم بعد ذلك البشرة العليا والنسيج الوسطي وأخيراً في طبقة النسيج العمادي (شكل 5-21)¹³⁹.

وأثناء نمو الورقة تتوسع الخلايا كثيراً؛ على سبيل المثال، في الترمس يزداد حجم الخلية 40 مرة، وفي عباد الشمس يزداد 90 مرة، لفترة من الزمن⁴⁹⁸. وفي كور العبيد يحدث المعدل السريع لتمدد الخلية عندما يصل طول الورقة إلى حوالى 44 ملليمتر، وعندما يتوقف انقسام الخلية³⁴⁸. وغالبية خلايا البشرة تستمر في التوسع لفترة بعد أن تصل خلايا النسيج الوسطي حجمها النهائي. وربما توجد معدلات متباينة وفترة تمدد الخلية في أحجام مختلفة. وفي كور العبيد يزداد حجم خلايا النسيج العمادي 11 مرة أثناء النمو، بينما تمر خلايا البشرة العليا بزيادة تصل إلى 29 مرة³⁴⁶. وفي هذه الدراسة الكلاسيكية لتطور ورقة الدخان، أشار Avery²⁰ إلى أن خلايا البشرة تستمر في التوسع بعد أن تتوقف خلايا الوسط والنسيج الوسطي السفلي عن التمدد. ونتيجة للقوى الواقعة، تنجذب خلايا النسيج الوسطي وتمزق،



(شكل 5-21) متوسط عدد الخلية لكل طبقة في الوريقات النامية للنمل. كل النقاط تمثل متوسطاً على الأقل 3 وريقات. عدد الثغور ليست مشمولة في عدد خلايا البشرة ولكنها موضحة منفصلة ←، البشرة العليا x...x، النسي العمادي ○...○، النسيج الوسطي Δ...Δ، البشرة السفلى.

(From Denne, ¹³⁹, Fig.3a, p.206. (c) 1966 by the University of Chicago, all rights reserved).

وينتج عن ذلك تفرغ الخلايا ومسافات بينخلوية عديدة تشتمل على النسيج الإسفنجي. ويتعرض قدر كبير من خلايا البشرة السفلى إلى جذب متبادل يشوه الجدر الاحديديابية حيث تظهر متعرجة. وربما يتمزق النسيج العمادي قليلاً أيضاً، وبالتالي يؤدي ضغطه إلى تموج أقل وضوحاً من الجدر الجانبية للبشرة العليا.

وبعض الأوراق، وخاصة أوراق المونستيرا *Monstera* والنبات المائي *Aponogeton*، لها ثغوب في النصل. وتتطور هذه الثغوب بواسطة نخر قطع النسيج

أثناء التطور العرقي للورقة. وفي المونستيريا، أزواج البقع بينها مسافات متساوية داخل النسيج تحد بواسطة كل زوج من العروق الجانبية، والمسافات بين أزواج بقع النخر ثابتة، ولقد اقترح³⁵⁷ أن توزيعها المنتظم يمكن أن يفسر بالنسبة لنظرية التفاعل - المنتشر للتكون التشكلي لـ Turings.

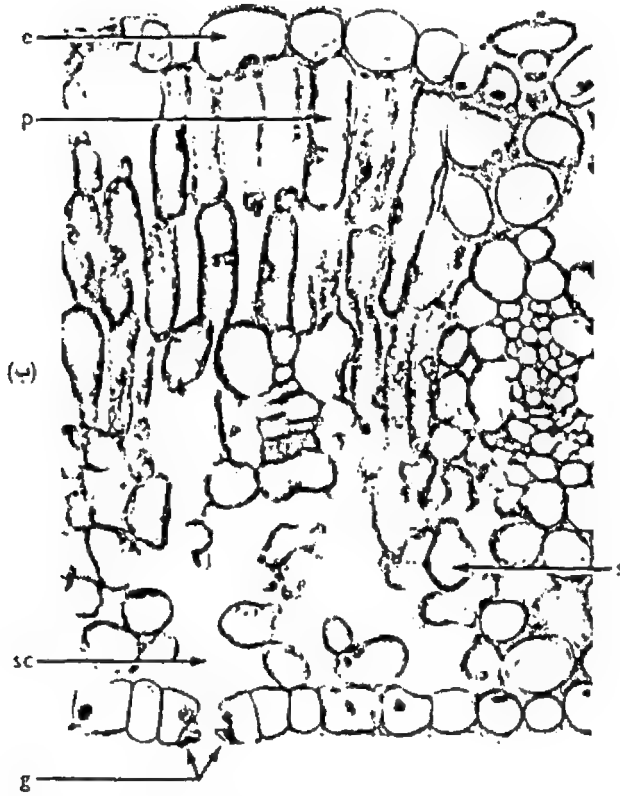
والمعدلات المتباينة وفترات انقسام الخلية وتمدد الخلية مهمة جداً في التأثير على تركيب الورقة، العضو المتخصص للبناء الضوئي والمهم في تصنيع الغذاء. وبناء على ذلك فإن المعلومات قليلة عن تحكم مظاهر النمو في الورقة، وكما هي معقدة.

تركيب الورقة الناضجة (Structure of the Mature Leaf)

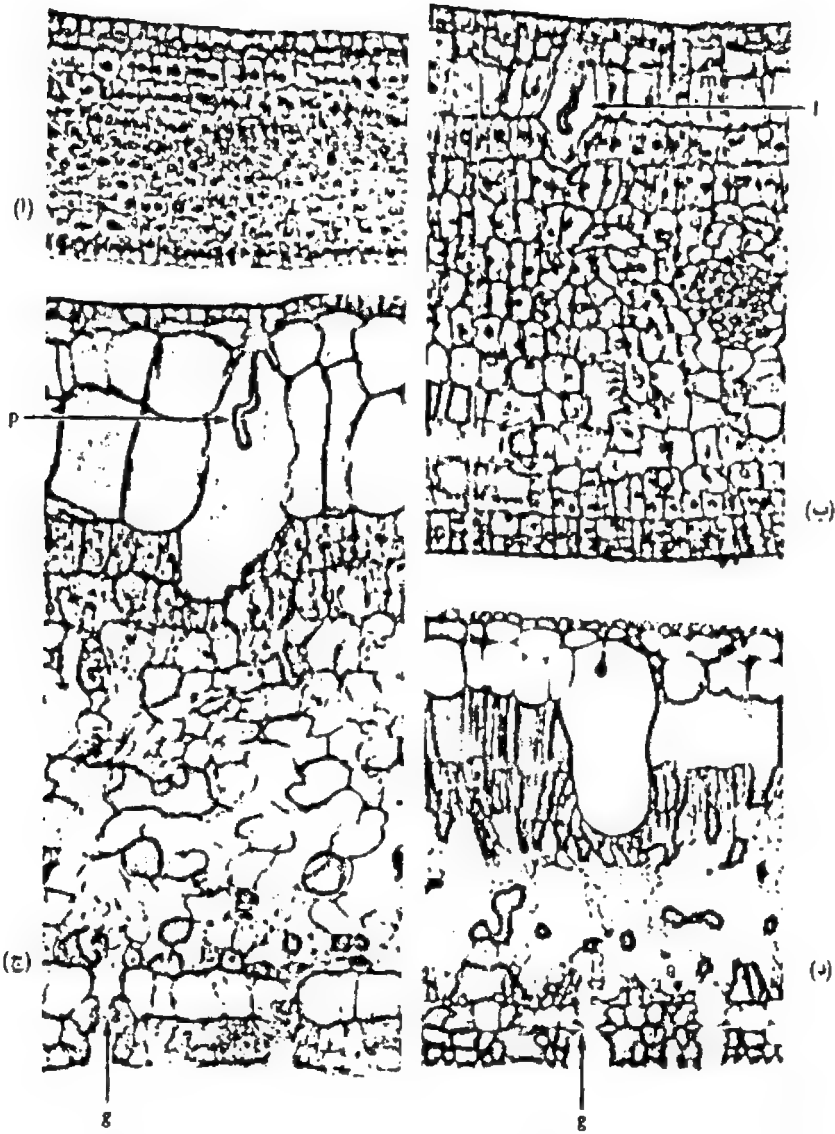
وعند النضج تتكون الورقة الخضرية الظهريبطنية المثلثة لذوات الفلقتين والتي توجد في البيئة المعتدلة من بشرة علوية وسفلية ونسيج أساسي (النسيج الوسطي أو الميزوفيل)، الذي يكون منطقة البناء الضوئي، والنسيج الوعائي، مكون العروق. ويمكن رؤية هذه الأنسجة في القطاع العرضي، من القمة إلى القاعدة، والبشرة العلوية (الجانب المجاور للمحور)، هي منطقة الخلايا البرنشيمية التي تمتد في الخط العرضي للورقة وتحتوي على بلاستيدات خضراء عديدة، النسيج العمادي، ثم بعد ذلك منطقة من الخلايا غير منتظمة الشكل وبلاستيدات خضراء متباعدة والعديد من المسافات البينخلوية الواضحة، النسيج الوسطي الإسفنجي، والبشرة السفلى (أو البعيدة عن المحور) (شكل 5-22). وتوجد الأشرطة الوعائية في المنطقة المركزية للورقة، متجهة بطريقة ما بحيث يصبح اللحاء بعيداً عن المحور والخشب مجاوراً للمحور؛ وهذا التوجيه هو نتيجة استمرارية النسيج الوعائي بين الورقة والساق.

البشرة (Epidermis)

وغالباً توجد طبقة واحدة من خلايا البشرة، ولكن أوراق بعض النباتات لها بشرة مضاعفة، مثل التين البنغالي والدفلة والفلفل (الأشكال 5-23 و 5-25). وفي مثل تلك الأوراق ينقسم منشأ البشرة بريكلينيا ليعطي طبقتين إضافيتين (شكل 5-23 أ - ح). ويتفاوت عدد طبقات الخلايا من 2 إلى حوالي 16، طبقة للأنواع النباتية؛ ومن المحتمل أن تحمي الطبقات المتضاعفة النسيج الوسطي من الجفاف غير المناسب. والبشرة العلوية ربما لها طبقات أكثر من البشرة السفلية للورقة نفسها. وعندما تتكون البشرة السفلية من طبقات عديدة، يوجد في الغالب عدد هائل من التجاويف تحت - الثغرية، مكونة فراغاً بين الخلايا الحارسة ونسيج البناء الضوئي السفلي

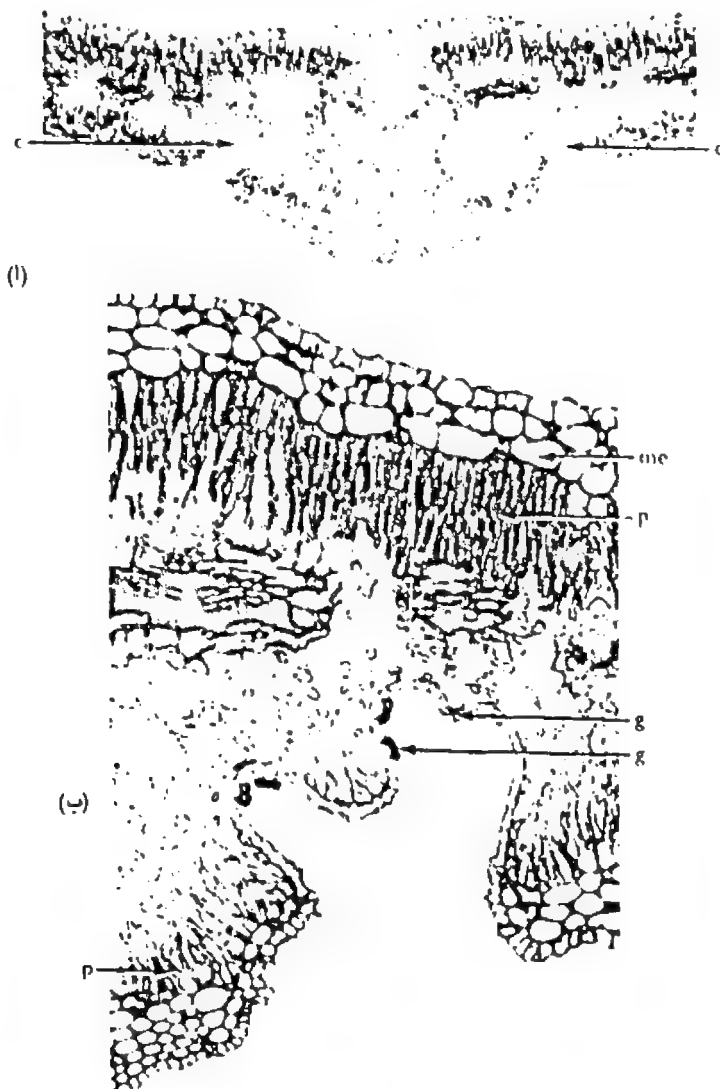


(شكل 22-5) قطاع عرضي للظهريني لورقة Syringa. (l) isox. (ب) 300 x. e البشرة العليا؛ g، الخلايا الأساسية للثغر في البشرة السفلى؛ h، الشعيرة الغدية؛ p، النسيج العمادي؛ s، النسيج الإسفنجي؛ sc، غرفة تحت ثغرية.

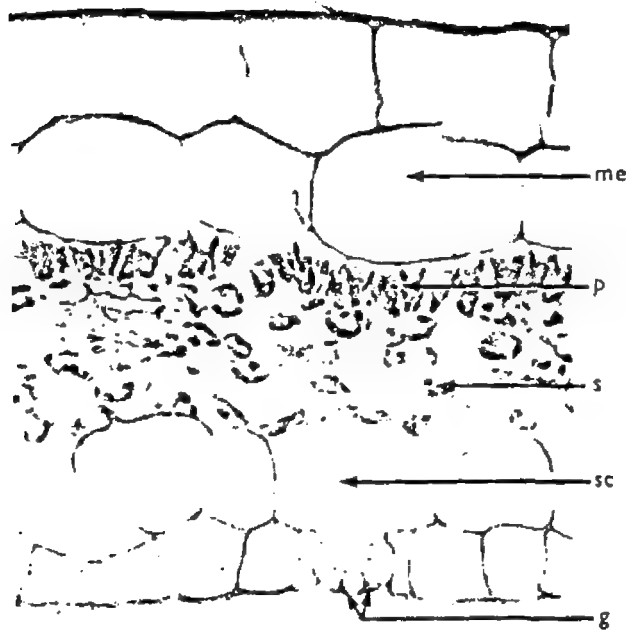


(شكل 5-23) قطاع عرضي لورقة التين البنغالي في المراحل المختلفة للنمو. (ا) ورقة فتية والتي فيها منشأ البشرة لم ينقسم ليعطي بشرة عديدة. $300 \times$. (ب) ورقة مسنة قليلاً، والتي فيها خلايا البشرة العليا والسفلى انقسمت بريكينيا لتعطي طبقات عديدة من الخلايا. واكبس الحويصلة، لم تنقسم $300 \times$. (ج) المرحلة المسنة، والتي فيها تمايزت الخلايا الحارسة الغائرة في البشرة السفلية. توجد طبقتان واضحتان من النسيج العمادي النامي. وتد مادة الجدار (p) في كيس الحويصلة الذي تتكون فيه حويصلة كربونات الكالسيوم؛ والحويصلة نفسها تحللت تماماً من تحضير القطاع. $300 \times$. (د) الورقة الناضجة، توضح المكان الغائر للخلايا الحارسة. $150 \times$. 9، الخلايا الحارسة؛ 1، كيس الحويصلة؛ me، تضاعف البشرة؛ p، وتد جدار الخلية.

(شكل 5-25). وفي ورقة الدفلة، نجد أن الثغور مقصورة على انبعاج السطح السفلي، وفي الثغور الخفية؛ نجد أن مناطقها تحتوي على طبقة واحدة فقط من البشرة (شكل 5-24). وربما توجد الثغور على كلا الجانبين من الورقة، أو فقط في جانب واحد،



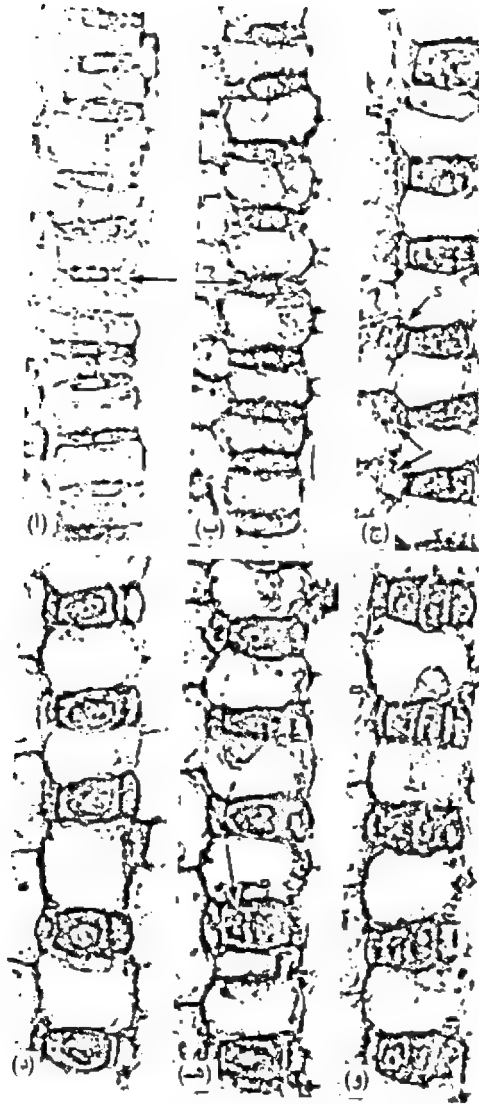
(شكل 5-24) قطاع عرضي لورقة الدفلة. (أ) جزء من منطقة العرق الوسطي للورقة المتساوية الجانبين. 40 x. (ب) جزء من النصل في منطقة القيو الثغري، توضح الخلايا الحارسة العالية (g) مقصورة على هذه المناطق. 300 x. c، القبوات الثغرية؛ g، خلايا حارسة؛ me، بشرة متضاعفة؛ p، النسيج العمادي على كلا جانبي الورقة.



(شكل 25-5) قطاع عرضي لورقة الفلفل. يوجد تضاعف للبشرة على كلا الجانبين من الورقة. غرفة تحت - ثغرية كبيرة (sc) توجد بين الخلايا الحارسة (g) والنسيج الوسطي الإسفنجي (s). النسيج العمادي. 300 x.

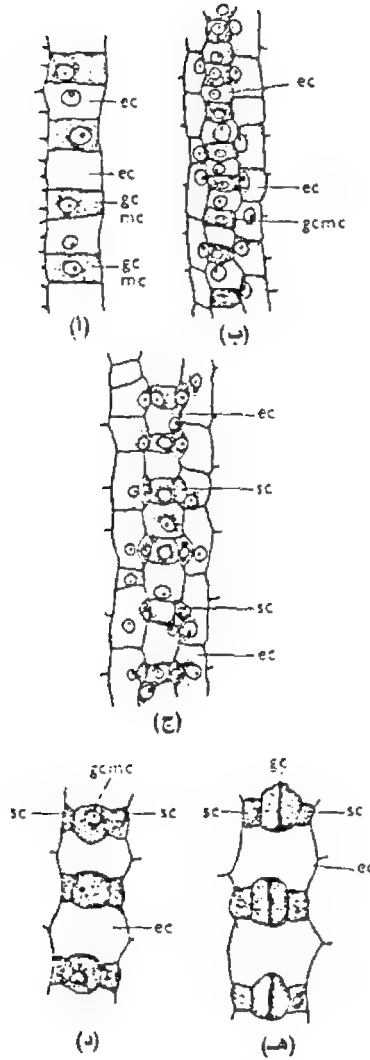
وذلك من الشائع في السطح السفلي؛ وفي الأوراق الطافية؛ مثل أوراق زنابق الماء، توجد الثغور على السطح العلوي فقط. وربما تتفاوت الثغور مع خلايا البشرة الأخرى، المرفوعة فوق هذا المستوى، أو الغائرة تقريباً (شكل 5-35)؛ وربما تكون مقصورة على بعض الغريقات في الورقة، مثل الثغور الخفية للدفلة التي سبق ذكرها.

ونمو وتركيب وتوزيع الثغور نوقش بشيء من التفصيل في الجزء الأول¹²⁷، فصل 7. وحيث إن نمو الثغور يعتبر مثلاً جيداً للعملية العامة للتمايز. لذلك وصفت بعض الدراسات الحديثة استعمال المجهر الإلكتروني، وسنتناول هنا شرح بعض النقاط. وفي الأعشاب النجيلية ونباتات الفلقة الواحدة الأخرى تتكون خلية الام للخلية الحارسة بواسطة الانقسام غير المتساوي لخلية منشأ البشرة. وخلية الام للخلية الحارسة هي الأصغر، ونواتج سيتوبلازمية عالية لهذا الانقسام (الاشكال 5-26 و 5-27). وتتكون خلايا مساعدة صغيرة مجاورة لخلية الام للخلية الحارسة بواسطة انقسام خلايا البشرة المجاورة (الاشكال 5-26 حـ - و). و (5-30)، وفيما بعد تنقسم خلية الام للخلية الحارسة لتعطي خليتين حارستين (الاشكال 5-26 هـ - و و 5-31).



(شكل 26-5) مراحل نمو الثغور المركبة كما ترى في القطاعات البشرة للورقة الفتية القبرصية. قمة الفصن ناحية أسفل الورقة. (ا) - (د). تمثل زيادة الاشرطة البعيدة للبشرة. في (ا) و (ب) الخلايا الحارسة الصغيرة بها أسهم. خلايا البشرة المتداخلة أكثر تحوصلاً. في (ج) الانوية المجاورة لخلايا البشرة (أسهم) تحركت قريباً من خلية الام للخلية الحارسة قبل انقسامها لتكوين الخلايا المساعدة (s). (د) تظهر مرحلة ما بعد تكوين الخلايا المساعدة ولكن قبل انقسام خلية الام للخلية الحارسة. في (هـ) خلية الام للخلية الحارسة (أسهم) انقسمت لتكوين خليتين حارستين. في (و) كل التركيبات الثغورية تظهر خليتين حارستين وخلايا مساعدة. كلها $\times 1000$ استعمل شكل 27-5 كمفتاح لهذا الشكل.

(Slide by courtesy of DR. J.B. Fisher).



(شكل 27-5) مراحل في نمو التركيب الثغري في أوراق الرز، خلية البشرة: gc، خلية حارس: ec، خلية الام للخلية الحارس: sc، خلية مساعدة. استعمل المفتاح لشكل 26-5.
(From Kaufman, ³⁰⁶ Figs. 73-76, p.306).

والمراحل في هذه العملية في ورقة *Cyperus alternifolius* وفي بشرة سلميات الشوفان موضحة في شكل 26-5 و 28-5 و 32-5. ولقد أوضحت الدراسات الحديثة للبشرة النامية لأوراق القمح باستعمال المجهر الإلكتروني أنه قبل الانقسام تصبح النواة مزاحة ناحية طرف واحد من الخلية، والحوصلات ناحية الجانب الآخر،



(شکل 28-5) انقسام غير متساو لخلية البشرة من السلمية النامية للشوفان. منطقة المرستيم البيني. قبل الانقسام الفتيلي تحركت النواة وسيتوبلازم كثيرا إلى طرف الخلية (على اليمين). الانقسام الفتيلي في تقدم. على اليسار خلية صغيرة كثيفة السيتوبلازم وخلية كبيرة عالية التحوصل، نواتج مثل تلك الانقسام غير المتساوي واضحة. الخلية الصغيرة من المحتمل أن تنمو كخلية الأم للخلية الحارسة (في هذه المنطقة، بعض الخلايا الصغيرة تنمو بطرق مختلفة، على سبيل المثال، كشعيرات). 1880x.

(by courtesy of DR. P.B. Kaufman).

وتتوزع العضيات الأخرى بانتظام. وقبل الطور التمهيدي، تتضح حزمة الأنبيات الصغرى حول النواة⁴⁰⁶. وبعد تكوين خلية الأم للخلية الحارسة، تتحرك الأنوية المجاورة لخلايا البشرة ناحية خلية الأم للخلية الحارسة وتنقسم لتكون الخلايا المساعدة. وتتكون الصفيحة الخلوية نصف الكروية متراصفة بواسطة الأنبيات الصغرى. وبالتالي تنقسم خلية الأم للخلية الحارسة تماثلياً لتعطي الخلايا الحارسة، والجدار المتداخل يصبح غير مكتمل بفتحة واحدة أو أكثر في أي من الطرفين⁴⁰⁶. وقد وجدت حالات مشابهة أثناء تكوين الثغور في بشرة السلمية للشوفان، ومرة أخرى توجد فتحة محددة بين الخليتين الحارستين³⁰⁷. والأطوار في تكوين الخلايا الحارسة في بشرة ساق الشوفان موضحة في الأشكال 28-5 و 32-5. وعلى الرغم من أن النسيج الذي درس هو بشرة الساق النامي، إلا أن العملية مشابهة لما يحدث في الأوراق الفتية. وحركة النواة من أحد أطراف الخلية قبل الانقسام غير المتساوي تؤدي بوضوح إلى تكوين خلية الأم للخلية الحارسة (شكل 28-5)، وكما في تركيز السيتوبلازم عند ذلك الجانب من الخلية، وفي النواتج الصغيرة للانقسام غير المتساوي (شكل 29-5). والنواتج الأكبر من الانقسام، التي تنمو كخلية عادية للبشرة، هي أكثر تحوصلاً. وهذه التوضيحات تعطي أمثلة مذهشة من التمايز الخلوي الاستقطابي في طبقة واحدة من النسيج. الأشكال 28-5 و 29-5 يمكن مقارنتها بالأشكال 9-2 و 10-2، فهي توضح الانقسام غير المتساوي لخلايا بشرة الجذر في تكوين الشعيرات الجذرية. والتناقض بين النواتج الصغيرة والنواتج الكبيرة للانقسام غير متساو، في الحجم وكثافة محتويات الخلية، وهي بوفرة في خلايا الأم للخلية الحارسة الموضحة مقارنة بأمثلة تكوين الشعيرات. وبعد تكوين الخليتين الحارستين في الشوفان، تستطيل الأنوية كثيراً والبلاستيدات تصبح واضحة وتحتوي على جراناً (أو بديرات) قليلة. ويتكون ثقب بين الخليتين الحارستين (شكل 32-5). وتظهر الأنبيات الصغرى عبر الجدار العادي بين الخليتين الحارستين، ويكون الجدار وسادة سميكة في هذه المنطقة.

وفي ذوات الفلقتين مثل القرنفل *Diathus*، تنمو خلايا الأم للخلية الحارسة أيضاً من الناتج الصغير للانقسام غير المتساوي³⁹³، ولكن من الصعب تتبع تطورها بالتفصيل. وفي أوراق النجيليات العشبية تتكون الثغور على التتابع في الصفوف الطولية، بسبب نشاط المرستيم البيني القاعدي، ولكن نلاحظ أن ثغور نباتات الفلقتين مبعثرة. ولقد أجريت الدراسات الحديثة على التطور العرقي للثغور في مجاميع كبيرة من ذوات الفلقتين²⁶⁴،²⁶⁷ والتطور العرقي غالباً ما يكون متفاوتاً إلى حد ما في النوع النباتي الواحد.

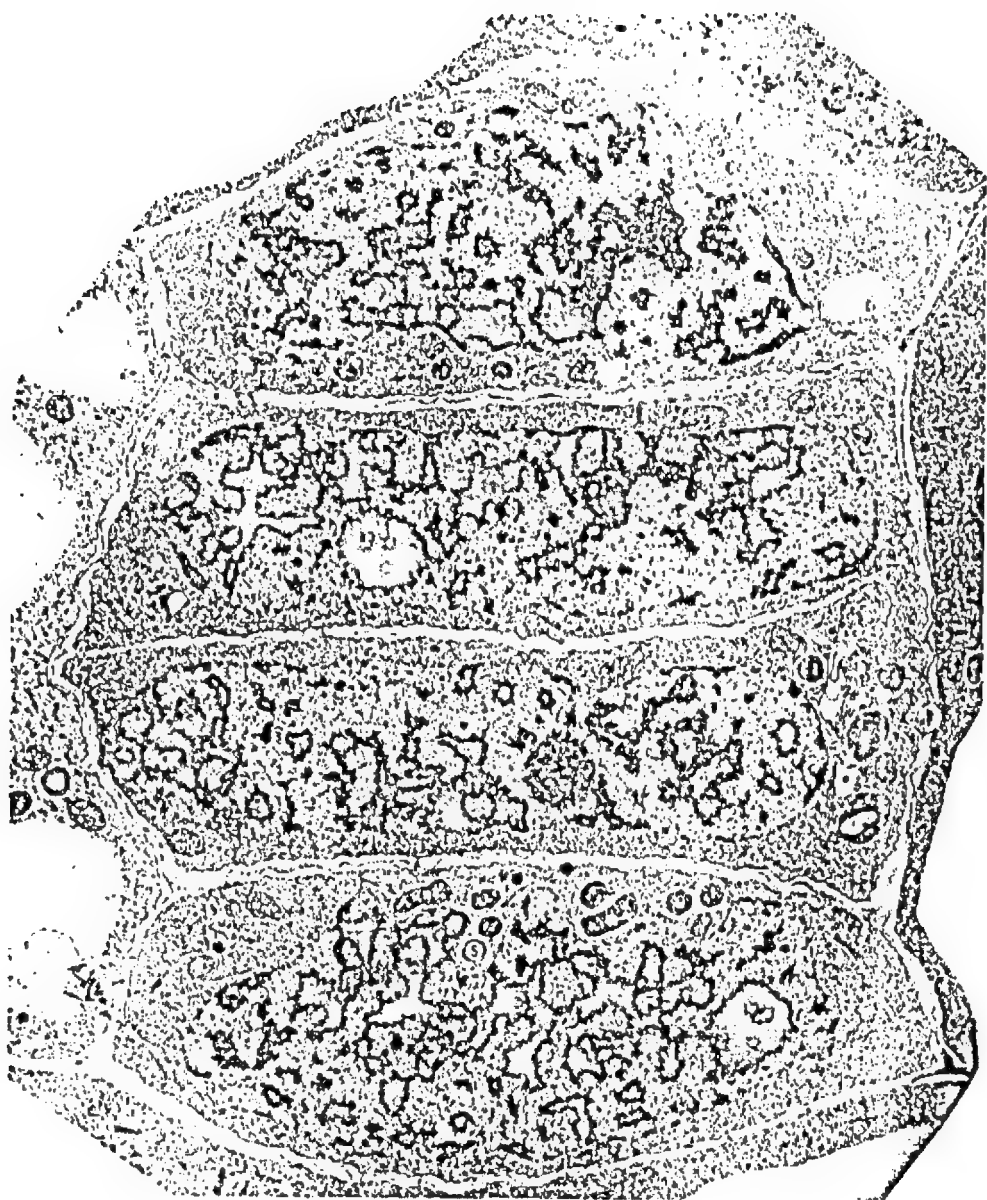


(شكل 5-29) خلايا طويلة وقصيرة في المنطقة المرستيمية لبشرة سلمية الشوفان. لاحظ السيتوبلازم الكثيف للخلايا القصيرة، خلايا الأم للخلية الحارسة المزعومة، ودرجة كبيرة من التحوصل للخلايا الطويلة. والحداد (w) بين خلية الأم للخلية الحارسة وخلية الأخت منحنية كثيراً. cx. 3800.

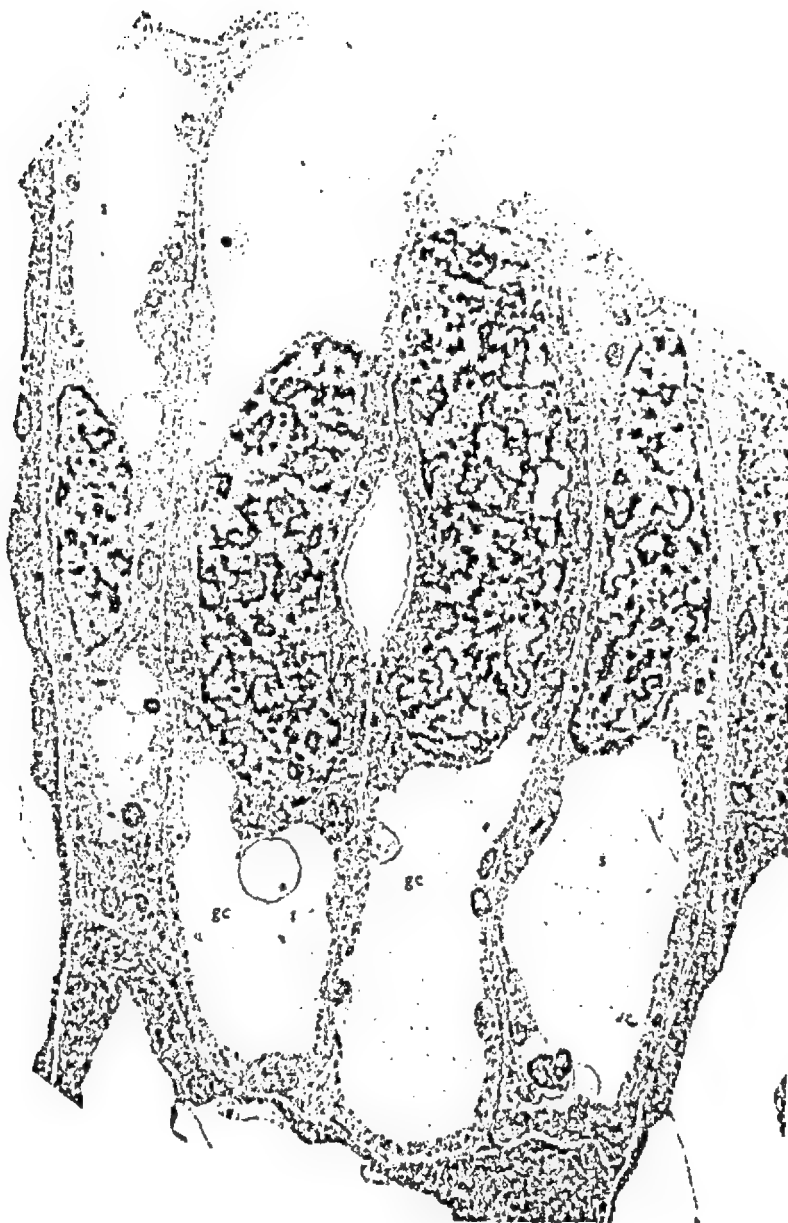
(by courtesy of DR. P.B. Kaufman).



(شكل 30-5) خلية الام للخلية الحارسة بخليتين حارستين (S) من بشرة السلمية للشوفان. توجيه هذا الشكل وشكل 31-5 بنوايا قائمة لتوجيه في شكل 26-5 و 29-5. cx. 3500.
(by courtesy of DR. P.B. Kaufman).



(شكل 5-31) المرحلة المبكرة من نمو الثغور في بشرة السلمية للشوفان. خلية الأم للخلية الحارسة انقسمت بواسطة الجدار الموازي للمحور الطولي للساق لتعطي الخلايا الحارسة. s، خلية مساعدة و 7500x.
(From Kaufman et al., ³⁰⁷, Fig. 16, p.39)



(شكل 32-5) المركب الثغري في بشرة سلمية الشوفان إلى حد ما. تكون الثقوب بين الخليتين الحارستين. 6400x.

(From kaufman et. al., ³⁰⁷, Fig. 23, p.44).

ولا تحتوي خلايا البشرة على بلاستيدات جديدة التكوين، باستثناء الخلايا الحارسة، ومع ذلك نجد أن البلاستيدات تحتوي على بذيرات قليلة. وفي بعض النباتات المائية، كما في *Phyllospadix* - على سبيل المثال - التي تنمو مغمورة في ماء البحر، لا توجد البلاستيدات الخضراء من خلايا البشرة. والمثال الجيد يمكن مشاهدته في خلايا بشرة الورقة المغمورة للحوذان *Ronunculus* كما هي موضحة في شكل 5-43.

وشعيرات التغطية والشعيرات الغذائية، أو الشعيرات الجذرية، ربما تتكون في بشرة الورقة (شكل 5-8 ح). وتظهر مدى واسعاً من الأشكال (انظر الجزء الأول¹²⁷، فصل 7). وربما أيضاً توجد الخلايا التي تحتوي على البلورات، غالباً حويصلات كربون الكالسيوم كخلية متميزة في بشرة الورقة. هذه الخلايا، بدون بلورات، موضحة في شكل 5-23 ب - د.

وفي بعض الأحيان ربما تحتوي جدر خلية البشرة على لجنين، وكثيراً جداً كيويتين؛ أيضاً طبقة سطحية من الكيويتين، والأدمة، غالباً ما تكون موجودة. وتفاوت الأدمة في السمك ففي أوراق بعض النباتات الصحراوية ربما تكون سميكة فعلاً.

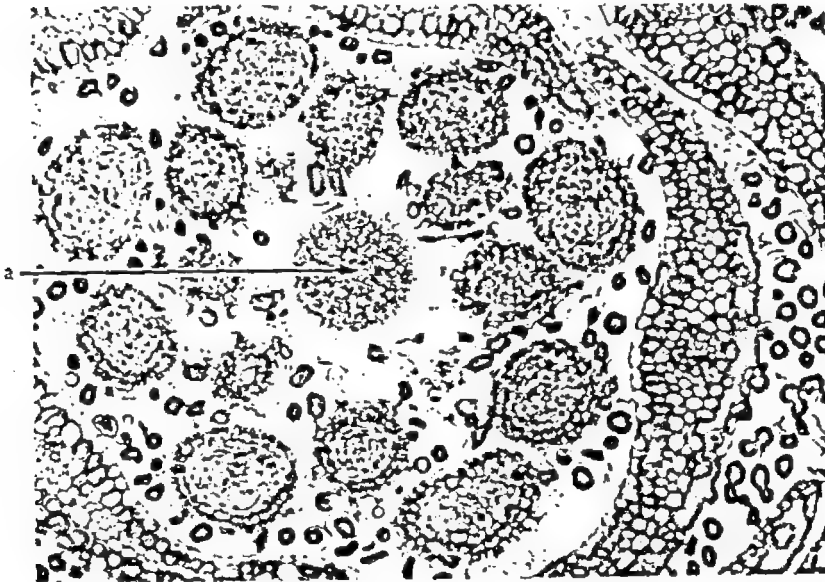
ولقد كشفت الدراسة الحديثة على أوراق الشمندر بعض التأثيرات المهمة من تعرض سطح الورقة إلى الهواء الملوث⁷⁶. فالتعرض إلى أبخرة عادم السيارة، وتعريض النباتات لمدة سبعة أيام أو حتى لمدة 24 ساعة للضباب والدخان الكثيف في لوس انجلس ينتج عنه تغيرات في نمط إفراز الشمع على سطح الورقة. والإفراز المفرط يأخذ مجراه في بقع غير منتظمة، ويحدث ترسب الشمع في أشكال مختلفة، كما تقاوم إلى إفراز متوسط أو منتظم للشمع في أوراق نباتات الكنترول التي وضعت في بيت زجاجي خال من الضباب والدخان. ومع ذلك فالتغيرات تتصل بالتغيرات في معدل إفراز عويدات الشمع. ومن المهم التكهّن بالتغيرات الفسيولوجية التي ربما تصاحب إظهار الضرر المرفولوجي الناتج عن الدخان.

ولقد أوضحت دراسات أخرى على نباتات الدخان المعرضة لساعتين من دخان لوس انجلس ضرر الأوراق في بعض المراحل من النمو، وخاصة تلك الأوراق التي تقوم بالتمدد²¹³. ونلاحظ أن الضرر مركزي ويتزامن مع الخلايا التي وصلت الحجم الأمثل. ويحدث في مناطق الأوراق التي تقوم فيها الثغور بوظائفها حيث يمكن أن يتسرب الهواء الملوث إلى الأنسجة الداخلية خلال التجاويف تحت الثغرية والمسافات البينخلوية في النسيج الوسطي.

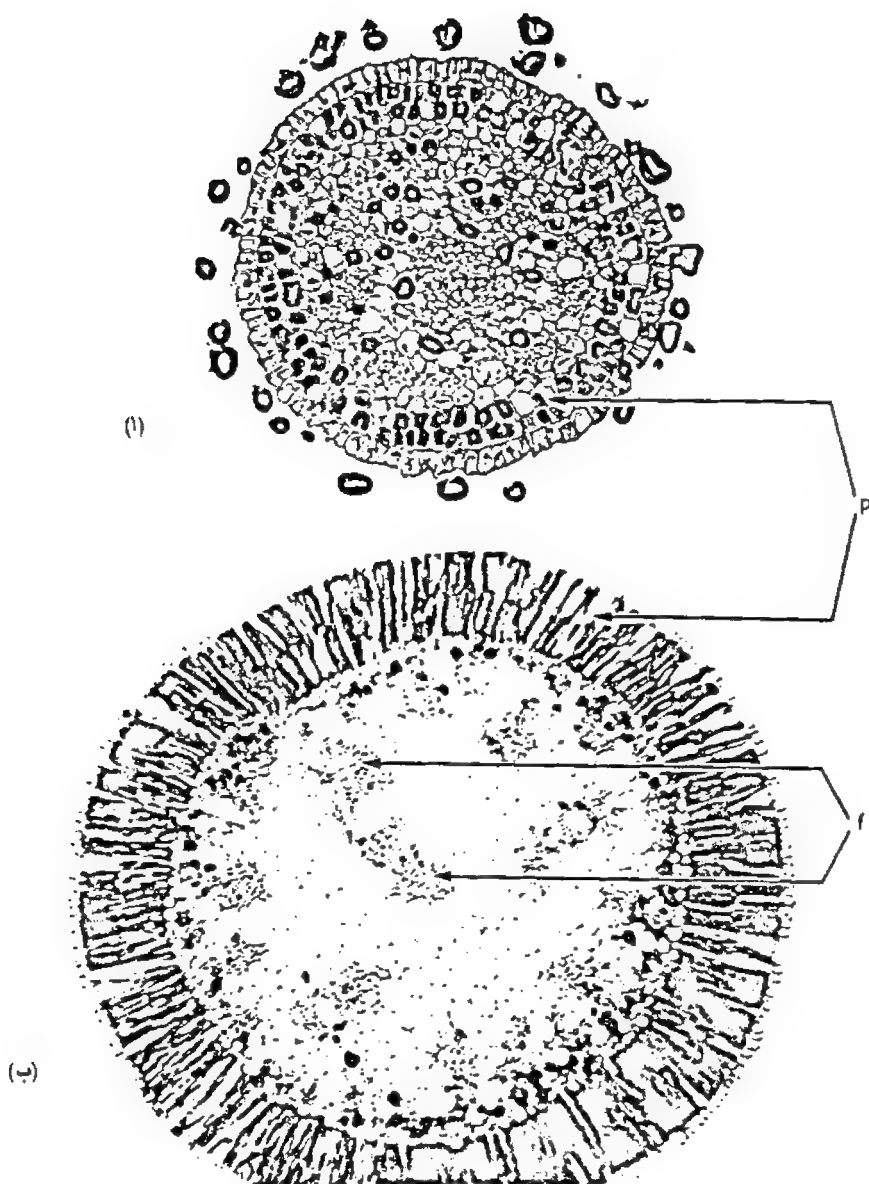
النسيج الوسطي

(Mesophyll)

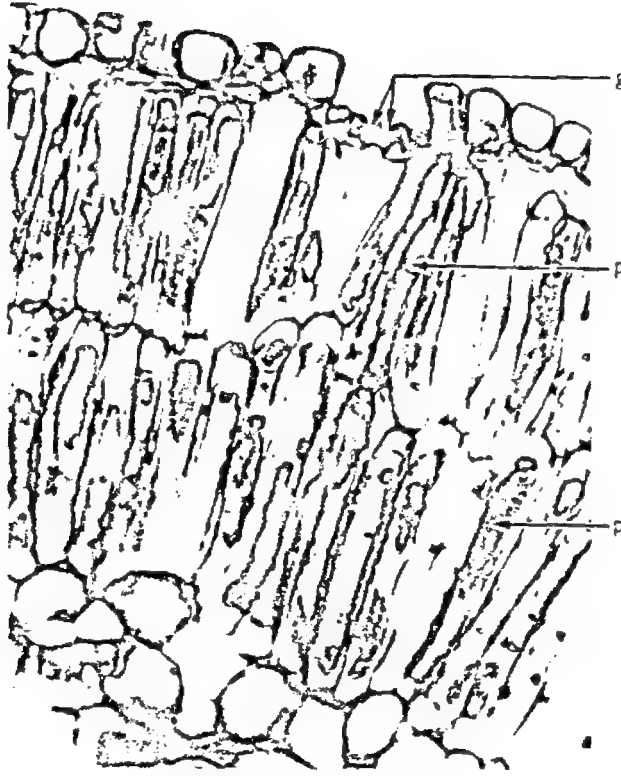
وفي معظم نباتات الفلقتين، النسيج الأساسي، أو النسيج الوسطي، يتميز إلى النسيج العمادي والنسيج الوسطي الإسفنجي Spongy mesophyll. وخلايا النسيج العمادي أسطوانية، مستطيلة في الخط العرضي للورقة، وتحتوي على الكثير من البلاستيدات الخضراء وهي كثيفة محشورة معاً في طبقة واحدة أو أكثر (شكل 22-5). وفي الأوراق الظهريونية يتكون النسيج العمادي على السطح العلوي للورقة فقط؛ وفي الأوراق المتساوية الجانبين، توجد خلايا النسيج العمادي على كلا السطحين للورقة ولكن ربما تكون أقل تكويناً على الجانب السفلي. وفي الأوراق الاسطوانية، مثل تلك الأوراق التي توجد في بعض أنواع Hakea، يوجد النسيج العمادي حول محيط الورقة كله (شكل 34-5). وعند النضج توجد طبقتان (شكل 35-5)؛ وتوجد سكرييدات العظم كخلية مميزة طويلة وطولها يساوي عمق طبقتين من النسيج العمادي. وعلى الرغم من أن هذه الورقة أسطوانية عند النضج، فإننا نجد أن ظهرها البطني قريب من القاعدة في الأطوار المبكرة من النمو (شكل 33-5).



(شكل 33-5) قطاع عرضي لقمة عفن Hakea constablei. قطاع الأوراق الخضرية محاط بواسطة قمة الفصن (a): توجد براعم حرشفية مفلطحة، ونحيفة على جانبي البرعم. الأوراق الخضرية متماثلة الاقطار في الأجزاء العلوية ولكن الظهرية قرب القاعدة 150x.



(شكل 5-34) قطاع عرضي للأوراق الاسطوانية لنبات Hakea. (a) نمو الورقة الفتية. خلايا النسيج العمادي (p) ليست طويلة. 150x. (ب) الورقة المسنة، توضح صفين من الخلايا الطويلة للنسيج العمادي كلها حول محيط الورقة واللياف سكلرنشيمية عديدة (f) على كلا الجانبين من الحزم الوعائية. 50x.

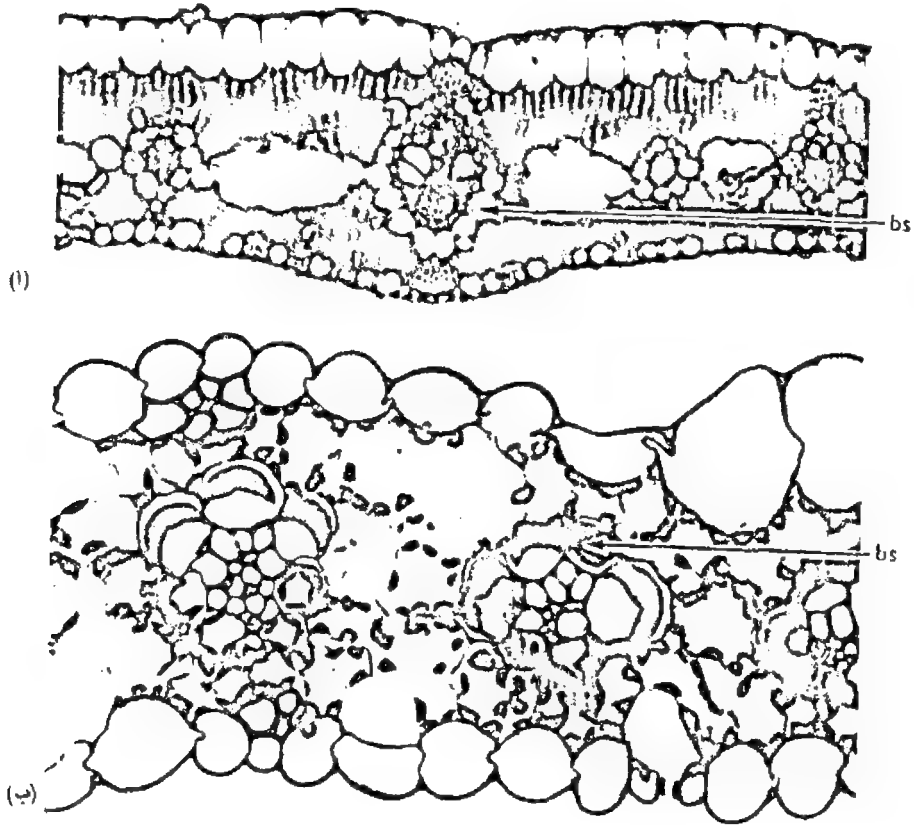


(شكل 5-35) قطاع عرضي لورقة Hakea بها صفان من خلايا حلقيّة للنسيج العمادي (p) وخلايا حارسة (g) خلايا مساعدة للشقوق الفائرة تحت مستوى البشرة. 300x.

ويوجد النسيج الوسطي الإسفنجي، ويتكون من خلايا غير منتظمة تفصلها فراغات هوائية كبيرة وتحتوي على بلاستيدات خضراء (شكل 5-22). ويوجد حجم كبير من الفراغات البينخلوية من الخلايا. وقد عزلت بنجاح خلايا النسيج الوسطي لعدد من الأنواع النباتية وزرعت خارجياً. وقد تكهن Haberlandt منذ سنوات أن خلايا البرنشيمة قادرة على النمو إلى نباتات كاملة، واعتبرها النسيج المتوسط، الذي يعتبر مفككاً نسبياً ومنتظم التركيب، وربما يكون مناسباً لهذا. ولقد اتضح حديثاً²⁹⁴ أن خلايا النسيج العمادي وخلايا النسيج الوسطي الإسفنجي يمكن أن تنقسم في المزرعة. وفي هذه التجارب خلية مفردة واحدة يمكن أن تنقسم لتعطي مجموعة من الخلايا 20-30 في فترة 140 يوماً. ومزرعة خلايا النسيج العمادي أكثر نجاحاً من النسيج الوسطي الإسفنجي، ربما بسبب، كما رأينا، أن التركيب العادي لـ DNA تواصل فترة أطول من النسيج العمادي. وتتكون الجذور في بعض الأحيان من نسيج

دائري ينتج من انقسام خلايا النسيج الوسطي²⁹⁵. وهكذا نجد أن الخلايا الناضجة نسبياً للنسيج الوسطي للورقة قادرة على النمو والتطورات اللاحقة إذا أزيلت من بيئتها العادية.

وفي بعض الأوراق، على سبيل المثال أوراق النجيليات، نجد أن النسيج الوسطي لا يتميز إلى نسيج عمادي ونسيج اسفنجي ولكن يشتمل على خلايا برنشيمية منتظمة الحجم والتركيب تقريباً (شكل 36-3 ب). وفي النجيليات والكثير من ذوات الفلقة الواحدة ونباتات ذوات الفلقتين نلاحظ أن الخلايا التي تحيط بالنسيج الوعائي مختلفة مرفولوجياً عن خلايا الميزوفيل المجاورة. وهي غالباً ما تكون كبيرة،



(شكل 36-5) (أ) قطاع يدوي للورقة غير الحية الغضة. خلايا غلاف الحزمة (bs) مختلفة إلى حد ما في المظهر وتتمتع النسيج العمادي عن خلايا النسيج الوسطي المجاورة. 150x. (ب) قطاع عرضي لجزء من ورقة الذرة. خلايا غلاف الحزمة (bs) تحتوي على نسيج عمادي أكبر (وهنا تجد أن الخلايا مبلزمة إلى حد ما) من خلايا النسيج الوسطي المجاور. 500x.

وربما لها بلاستيديات خضراء قليلة، وربما تكون سميكة الجدر. وهذه الخلايا تكون غلاف الحزمة (شكل 5-36). وفي بعض النباتات يمتد الغلاف إلى سطح الورقة، مكوناً امتداد غلاف الحزمة. وهناك بعض الأدلة على أن غلاف الحزمة وامتداده يقوم بوظيفة التوصيل وتخزين المواد الغذائية. ويمكن اعتبار غلاف الحزمة كإندودرمس، حيث إن أشرطة كسبار يمكن مشاهدتها أحياناً، أو كغلاف نشوي، حيث إن النشا يمكن أن يوجد في هذه الخلايا. وتشير الدراسات الحديثة إلى وجود تخصص هائل في تركيب ووظيفة خلايا غلاف الحزمة، في بعض الأنواع النباتية على الأقل.

تركيب ووظيفة خلايا غلاف الحزمة

(Structure and function of bundle sheath cells)

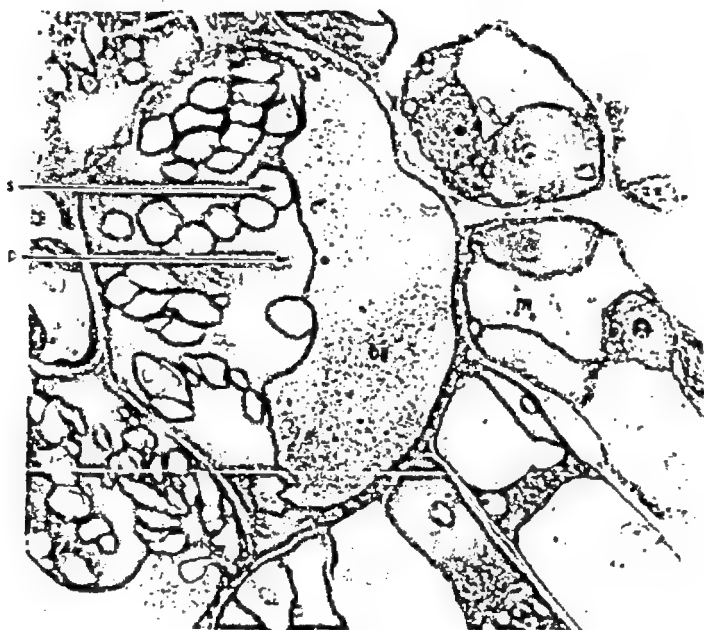
تقترح الدراسات الحديثة باستعمال المجهر الإلكتروني أن النباتات التي لها خواص كيموحيوية خاصة لها وظيفة مهمة للخلايا المتخصصة التركيب لغلاف الحزمة. والكثير من هذه الدراسات أجريت على الذرة، وقصب السكر ونباتات المناطق الاستوائية الأخرى.

ولقد تبين حديثاً²⁴³ أن المسار البديل للبناء الضوئي لتثبيت ثاني أكسيد الكربون في دورة كالفن يوجد في بعض أعشاب المناطق الاستوائية. ومسار ثنائي حامض الكربوكسليك، ويعرف بمسار Hatch-slack، يتميز بالترقيم المبكر مع $^{14}\text{CO}_2$ لا يمكنه C_4 للمركبات التي تحتوي على أربع ذرات كربون على النقيض من الترقيم المبكر للمركبات التي تحتوي على ثلاث ذرات كربون في دورة كالفن. وبعض النجيليات العشبية قادرة على خفض تركيز CO_2 في النظام المغفول إلى أقل من 5 أجزاء من المليون ويقال عنه إنه يظهر قيم الموازنة المنخفضة لثاني أكسيد الكربون، القدرة على خفض التركيز إلى حوالي 50 جزءاً من المليون، وتنتج ثاني أكسيد الكربون في الضوء بواسطة عملية تعرف بالتنفس الضوئي. ونشاط الأنزيم فوسفو إنول بيروفيت كاربوكسليز Phosphoenol pyruvate carboxylase حوالي 60 مرة أكثر من النجيليات الاستوائية مقارنة بالأنواع الأخرى التي بحثت، ويعتقد أنه أنزيم أساسي في تثبيت ثاني أكسيد الكربون للبناء الضوئي في هذه الأعشاب النجيلية⁴²⁴. ومعظم الأنزيم الموجود في مستخلص أجزاء البلاستيديات الخضراء، ومن المحتمل أنه يتزامن مع البلاستيديات.

وكل النجيليات التي تتبع chloridoid-eragrostoid و panicoid أقسام تصنيف

العائلة النجيلية تمتلك قيم موازنة منخفضة، باستثناء جنس واحد يعتقد من الناحية التصنيفية أنه موضوع في غير مكانه. هذه الأعشاب النجيلية أيضاً تمتلك بعض الصور التشريحية الشائعة، أعني خلايا غلاف الحزمة في الأوراق. بعض أعضاء ذوات الفلقتين لعائلتي المنتعشة *Amaranthaceae* والوزية *Chenopodiaceae*، أيضاً تقوم بعملية البناء الضوئي بواسطة مسارات وسلاك. وأوراق هذه النباتات، أيضاً، تمتلك أغلفة حزمة واضحة، تحاط بواسطة طبقة من خلايا النسيج العمادي.¹⁵¹ ويوجد النشا في الأنسجة العمادية لخلايا غلاف الحزمة، بينما في الأنواع التي بها قيم الموازنة العالية لثاني أكسيد الكربون يوجد النشا على طول النسيج الوسطي.¹⁵¹

أوضحت دراسات المجهر الإلكتروني أن البلاستيدات الخضراء الموجودة في خلايا غلاف حزمة نباتي سالف العروس والقطف كبيرة، وبها بذيرات (أوجرانا) وتحتوي على حبيبات نشا وافرة؛ أما تلك الموجودة في خلايا النسيج العمادي فصغيرة وتحتوي على قليل من النشا (شكل 5-37).³¹⁹ وهكذا نجد أنها تشبه تلك الموجودة في



(شكل 5-37) صورة مجهرية إلكترونية لجزء من غلاف الحزمة (bs) والميزوفيل (m) خلايا ورقة نبات القطيفة. النسيج العمادي (p) تحتوي خلايا غلاف الحزمة على نشا وفير (s)؛ أما خلايا النسيج الوسطي فلا تحتوي على نشا. كلا النوعين من النسيج العمادي يحتويان على جران. 3000x.
(by courtesy of DR. W.M. Laetsch).

النجيليات الاستوائية، ويستثنى من ذلك عند نضج البلاستيدات الخضراء فإنها لا تحتوي خلايا غلاف الحزمة على جراناً.³²⁹ ومن الواضح في الأنواع التي بها معدلات البناء الضوئي عالية نجد أن خلايا غلاف الحزمة تأقلمت على استقبال نواتج البناء الضوئي من خلايا النسيج الوسطي التي تنتظم قطرياً حول بعضها، وتخزنها مؤقتاً كنشا. وميتوكوندريا خلايا غلاف الحزمة، والتي هي أكبر من خلايا غلاف الحزمة المجاورة لخلايا النسيج الوسطي، ربما تعطي بعض الطاقة لنظام النقل لنواتج البناء الضوئي³¹⁹. وخلايا غلاف الحزمة أكثر نشاطاً أيضاً من الخلايا التي تحيط بالنسيج الوسطي⁴⁵. وفي البلاستيدات الخضراء للذرة، يتصل داخلياً مع النظام الغشائي مع غلاف النسيج العمادي⁴³². وهذا النوع من تركيب النسيج العمادي، الذي توجد فيه اتصالات كثيرة ومباشرة بين الحبرات، وفوق القنوات والجزء الداخلي لغلاف النسيج العمادي، من الواضح أنه يوجد في النباتات التي تمتلك مسار هاتش - سلاك لتثبيت ثاني أكسيد الكربون.

ومن المهم أن الأنواع التي تظهر الصور الفسيولوجية والتركيبية هي التي تنشأ كلها في المناطق الاستوائية. ويعتقد أن تلك الصور ربما تستخدم استجابة للعوامل البيئية الخاصة¹⁵¹؛ وأحد العوامل ربما يكون الضوء العالي الشدة تحت الظروف التي يكون فيها ضغط الماء في الغالب عاملاً محدداً للبناء الضوئي³¹⁹.

ولقد اقترح أن قرب أنسجة البناء الضوئي من أنسجة توصيل الماء سوف يعطي ميزة لحماية الأنواع النباتية المعرضة إلى الجفاف. ونجيليات المناطق الاستوائية وبعض النباتات الأخرى قادرة على معدلات البناء الضوئي. ولقد تبين أن الأنواع النباتية التي توجد في المناطق المعتدلة، والتي تنتشر فيها البلاستيدات الخضراء خلال النسيج الوسطي، يجب أن تتشبع عند الضوء المنخفض الشدة، بينما تتطلب أعشاب المنطقة الاستوائية، إلى ضوء عالي الشدة بسبب كثافة نسيج اليخضور المحيط بالحزم الوعائية.

ولقد أوضحت الدراسات المهمة للتطور العرقي لورقة قصب السكر³²⁰ أن النسيج العمادي هو لغلاف الحزمة وخلايا النسيج الوسطي، لذلك يختلفان في الترتيب والوظيفة، وكلاهما يتكونان من البلاستيدات النشوية التي لا تتميز مرفولوجياً. وأثناء النمو نجد أن البلاستيدات الخضراء في كلا النوعين من الخلايا التي تكون الجراناً، أما تلك الموجودة في النسيج الوسطي فتحتوي على تاليكويدات أكثر في الجراناً كما تمتلك أيضاً أجسام اللامبلا الأولية الحسنة التكوين. وأثناء الطور النهائي لنمو البلاستيدات الخضراء تفقد البلاستيدات الموجودة في خلايا

غلاف الحزمة الجرانا الموجودة بها؛ وعند النضج لا تحتوي على جراناً ولكن يمكن أن تجمع كميات كبيرة من النشا (شكل 5-38). وهكذا نجد في قصب السكر أن تركيب البلاستيدات الخضراء في خلايا غلاف الحزمة هو نتيجة التقلص³²⁰؛ وفي الذرة نجد أن البلاستيدات الخضراء في خلايا غلاف الحزمة لا تفقد الجراناً الموجودة بها. ومن المحتمل أن الظروف الكيموحيوية في غلاف الحزمة وخلايا النسيج الوسطي تختلف بقدر كاف من التأثير على نمو النسيج العمادي.

ومن المحتمل أن أمثلة العلاقة بين الوظيفة والتركيب، مع نمو خلايا غلاف الحزمة التي تحتوي على عضيات متخصصة ولها وظيفة خاصة، ربما تكون لها استجابة طويلة الأمد بالنسبة لقوى التطور في البيئة الاستوائية.



(شكل 5-38) النسيج العمادي في غلاف الحزمة (bs) والنسيج الوسطي (m) خلايا ورقة قصب السكر. النسيج العمادي خلايا النسيج العمادي تحتوي على جراناً واضحة (g)، تلك الخلايا الموجودة في غمد الحزمة تقتصر إلى الجراناً ولكن تخزن النشا (s). 12, 300x.

(From Laetsch, ³¹⁹, Fig.5, p.329)

الأنسجة الوعائية

(Vascular tissues)

إن إحدى الصور المرفولوجية الأكثر وضوحاً للورقة الناضجة هو تعرقها، النظام المعقد للحزم الوعائية. وتحتوي معظم أوراق ذوات الفلقتين على حزمة وعائية رئيسية واحدة في العرق الوسطي وشبكة من العروق الصغيرة، مكونة نظام التعرق الشبكي (شكل 5-39).

تحتوي غالبية نباتات الفلقة الواحدة، على نظام التعرق الشبكي، الذي يوجد فيه العديد من الحزم الوعائية المتساوية تقريباً والمتصلة بواسطة عروق صغيرة تمر بين غالبية العروق. كما يوجد الكثير من الدراسات الوصفية للعروق، ولكن القليل معروف عن العوامل التي تتحكم في تكوين نظام التعرق.

ويعتقد أثناء تطور أنماط التعرق الشبكي أنها تنشأ من نظام التفرع الثانوي المفتوح للعروق مثلما يحدث في المجاميع الدنيا المتعددة للتريديات¹⁹². ونظام الثانوي التفرع الذي تنتهي فيه الفروع بنقطة عمياء بدون الاتصال مع بعضها. ويوجد التعرق الثانوي المفتوح في بعض مغطاة البذور الحية، مثل *Kingdonia*¹⁹⁴ و *Cireaeaster*¹⁹³. والالتحام بين هذه العروق في هذه الأنواع النباتية كثير الحدوث. وفي معظم نباتات الفلقتين يتمايز الشريط المركزي للكامبيوم الأولي قمياً إلى منشأ



(شكل 5-39) شبكة الكامبيوم الأولى (pc) بين العروق الثانوية في الورقة الفتية لنبات *Liriodendron*

(From Pray, 411, Fig. 7, p.23).

ونصل طوله 3 مليمترات. نضفت المادة وصبغت. 215x.

الورقة ويكون تدريجياً النسيج الوعائي للعرق الوسطي. ويتصل مع النسيج الوعائي في الساق، وفي طور متأخر من النمو، يتمايز اللحاء في تعاقب قمي في شريط الكامبيوم الأولي؛ ومتأخراً قليلاً، تتمايز في الغالب عناصر الخشب عند حوالى مستوى اتصال منشأ الورقة بالمحور، وبالتالي ينمو في تعاقب قمي وقاعدي. وهكذا نجد أن الخشب في البداية متقطع. ولقد أوضح Morrow و Jacobs، في القوليوس على الأقل، ربما توجد أكثر من حجرة واحدة لتمايز الخشب وأكثر من منطقة واحدة من عدم الاتصال. وفي معظم الأنواع النباتية، يوجد اللحاء في السطح السفلي والخشب في السطح العلوي من حزمة العرق الوسطي، وهذه الأنسجة على اتصال مستمر في الساق (شكل 5-7 د). وفي الأنواع النباتية ذات الحزم الوعائية الثنائية الجانب في الساق، واللحاء الداخلي ربما يستمر إلى الورقة، لذلك ربما يتكون اللحاء في السطح العلوي وكذلك الخشب في السطح السفلي. ويوجد هذا غالباً في معظم الحزم الوعائية للورقة.

وتتمايز العروق الثانوية قمياً من جزء من النسيج الأساسي لمنطقة نصل الورقة. وطبقة الخلية التي تتمايز منها تختلف، كما سبق ذكره. وفي بعض الأنواع، يتمايز العرق الحافي قبل العروق الثانوية، التي تمتد بين العرق الوسطي والعروق الحافية⁴²¹ وفي ورقة شجرة التيوليب، على سبيل المثال، تتكون العروق الثانوية في البداية من طبقات عديدة من الخلايا؛ وتتمايز تدريجياً ناحية قمة الورقة. وتتكون بينها فيما بعد العروق الثلاثية ثم بعد ذلك الرباعية، مكونة شبكة العروق المعقدة المألوفة والتي تتصف بها الورقة الناضجة (شكل 5-39). وتتمايز نقطة اتصال العروق الثلاثية بالعروق الثانية في وقت واحد⁴⁴¹. وتتمايز العروق الثانوية تصبح سلسلة الخلايا الفردية واسعة بوضوح ثم تتمايز بعد ذلك إلى كامبيوم أولي. ويتبع تمايز العروق الثانوية، ومناطق النسيج الوسطي ربما تطوق كلية بواسطة الأشرطة الوعائية؛ إن مثل هذه المناطق يطلق عليها جزر العرق. وفي المناطق الأخرى ربما تنتهي العروق عمياء من النسيج الوسطي. ونهايات العرق غالباً ما تتكون من الخشب واللحاء، إلا أنه في بعض الأحيان يوجد عنصر غربالي واحد فقط، محاط بواسطة الخشب¹⁶⁹.

وفي نباتات الفلقة الواحدة العريضة الأوراق، مثل الهوستا Hosta والياقوتية، يوجد بها عدد من العروق الابتدائية المنفصلة؛ وهذه العروق لها مخارج من الأقواس العريضة وتتصل كلما وصلت قمة الورقة. ونقطة تلاقي العروق تمر عرضياً بين العروق الابتدائية، وتكون أيضاً عقداً وانحناءات، مما ينتج عنه شبكة معقدة. وفي الهوستا تتمايز نقطة اتصال العروق من طبقة ضيقة من الخلايا الطويلة، تكونت

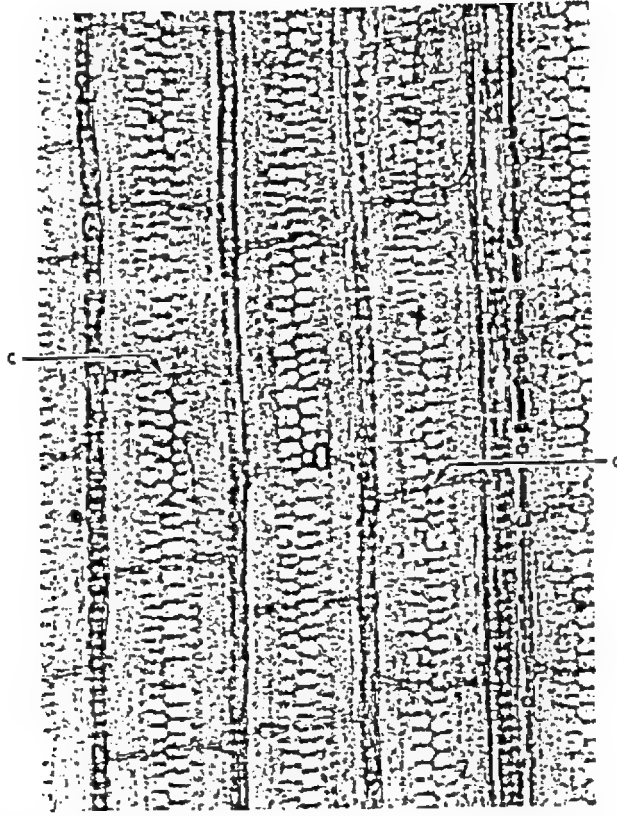


(شكل 5-40) قطاع عرضي لنبات Hostan اخذت موازية للعروق الابتدائية للأشرطة المقارنة (st) موضحة في القطاع، توجد عروق صغيرة بين العروق الكبيرة. 385x. (From Pray, ⁴¹³ Fig.7, p.703).

بواسطة انقسامات الخلية الموجهة، تمر عمودياً إلى اتجاه العروق الابتدائية (شكل 5-40)⁴¹³. وتتمايز هذه العروق أولاً قرب القمة، وأخيراً قرب قاعدة الورقة، ولكن ربما تتمايز الأشرطة الإضافية بين الأشرطة المتكونة أولاً.

وبينما نجد في هذه الأوراق أن الكامبيوم الأولي يتصل مع الكامبيوم الأولي الموجود أصلاً، وفي منشأ ورقة القمح والعديد من أعشاب المراعي نجد أن أشرطة الكامبيوم الأولي التي تكون العروق الابتدائية تتمايز باقتحام الكامبيوم الأولي على المحور ولكن مستقلاً عن بقية النظام الوعائي، حيث تكون غير متصلة في البداية²⁵⁸. وفي القمح تنشأ الأشرطة الابتدائية تتابعياً في المنشأ نفسه، وتتمايز في تعاقب قمي وقاعدي. وفي حوالي أربع بلاستوكرونات نجد أن منشأ الورقة ليس له اتصالات وعائية مع بقية النبات، مؤكداً مرة أخرى أن نقل المواد الغذائية خلال النسيج المرستيمي أو النسيج البرنشيمي يجب أن يكون كافياً للمحافظة على النمو. وفي الأعشاب ونباتات الفلقة الواحدة النحيفة الأوراق توجد عند النضج العديد من العروق الابتدائية الموازية، ومرة أخرى تتصل بواسطة نهايات العروق التي تمر أساساً في الاتجاه العرضي (شكل 5-41).

تقوم عروق الورقة بوظائف مهمة جداً، حيث إنها بدون شك تفي بوظيفة نقل الماء والمواد المذابة في مجرى النتج ونواتج النقل للبناء الضوئي إلى الأجزاء الأخرى من النبات. وشبكة العروق المعقدة يجب أن تكون قادرة على نقل المواد من وإلى كل خلايا النسيج الوسطي المشغولة بالبناء الضوئي. ومن المهم ملاحظته أن المسافة التي يحدث فيها امتصاص الأيونات في الورقة غير محدودة وفي مسافات مشابهة



(شكل 41-5) جزء واضح من ورقة الخيزران يبين التعرق المتوازي. تمر الاشرطة المقارنة بين العروق الكبيرة $150\times$.

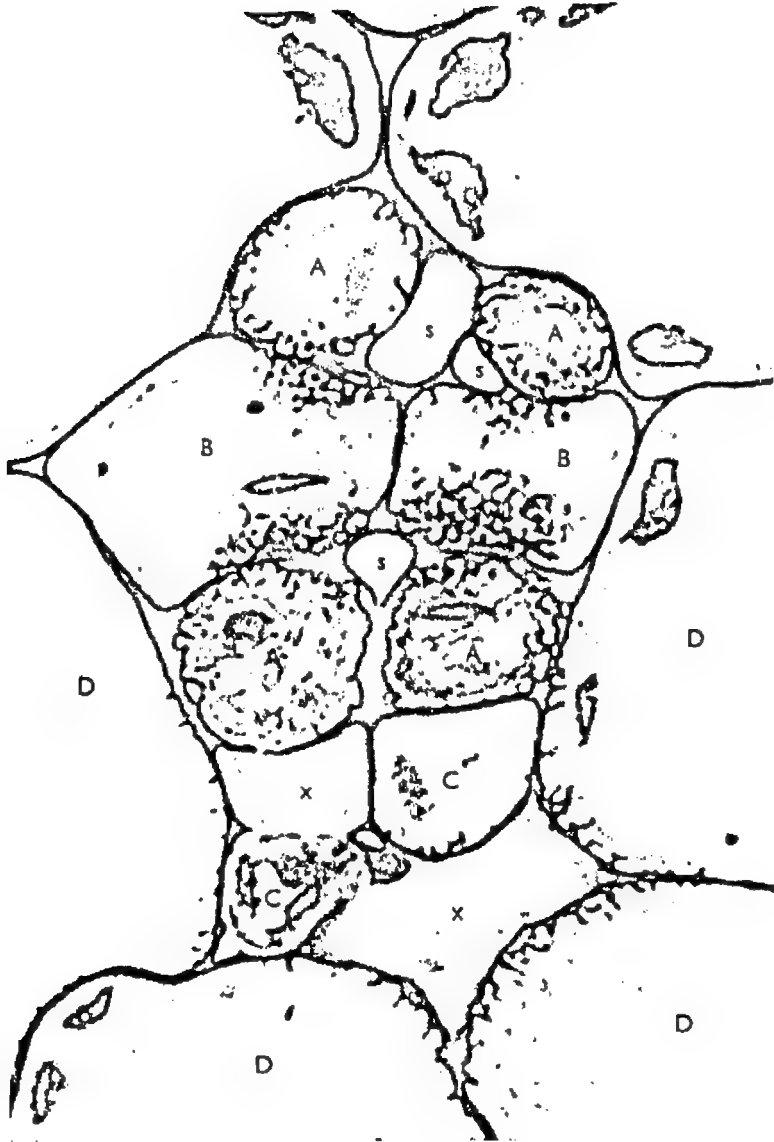
سجلت لتحديث بين النسيج الوسطي والعروق¹⁶⁹. وفي الشمندر نلاحظ أن العروق الثانوية أكثر امتداداً من العروق الرئيسية (أو الأساسية) ويصل طولها 70 سم / سم² من سطح الورقة²⁰². ولقد حسب أن العرق الأساسي من هذه الأنواع النباتية يستلم مواد النقل من حوالي 29 خلية نسيج وسطي؛ ووضعت بمتوسط 2.2 خلية من أقطار العروق، أو حوالي 73 مليمكرون. ونواتج البناء الضوئي يجب أن تمر من خلايا النسيج الوسطي إلى العناصر الغربالية في العروق الثانوية للانتقال عبر شبكة العروق وإلى بقية أجزاء النبات. ومنذ 1884 يعتقد أن بعض الخلايا المرافقة المتخصصة تستخدم في هذه العملية. وحديثاً وصفت مثل تلك الخلايا؛ بخلايا النقل المتخصصة؛ ويعتقد أنها تقوم بوظيفة أخذ وتصدير المواد؛ الأمر الذي لوحظ في تزامن مع العروق الثانوية للأوراق أو فلفلات العديد من الأنواع النباتية على الأقل من ثماني عائلات²²⁵. وكما لوحظ تحت المجهر الإلكتروني، فإن

هذه ليس من المعتاد أن تحتوي على سيتوبلازم كثيف يحتوي على عضيات الخلية العادية، ومن بينها البوليريوسومات، والبلاستيدات الخضراء ومعها الجراننا والميتوكوندريا وبها الكريستا (أو عرف) الجيدة التكوين. وتمتلك هذه الخلايا بروتينات جدارية تظهر في تجويف الخلية مما ينتج عنه زيادة في نسبة سطح / حجم؛ على سبيل المثال، في بازلاء الحقل *Pisum arvense*، يوجد على الأقل 10 مرات زيادة في مساحة غشاء البلازما مقارنة بالجدر الناعمة للخلية من الحجم نفسه. وتشير دراسات العناصر المشعة إلى أن هذه الخلايا يمكن أن تمتص المركبات المشعة من سريان النتج ومن نواتج البناء الضوئي. ويعتقد، أن إحدى وظائف هذه الخلايا ربما تكون تصدير مواد البناء الضوئي من النسيج الوسطي للورقة.

ولقد أوضح فحص 975 نوعاً نباتياً من بين نباتات ذوات الفلقتين أن هناك تزامناً محدداً لخلايا النقل للعرق مع الطبيعة العشبية. ولقد أمكن التعرف الآن على أربعة أنواع من خلايا النقل؛ النوع أ وب يعتقد أنهما يمثلان برنشيمية اللحاء المتحورة، والنوع جـ برنشيمية الخشب المتحورة والنوع د البرنشيمية المتحورة لغلاف الحزمة³⁹⁴. والأمثلة على كل هذه الأنواع، التي يحدث فيها نمو الجدار نحو الداخل على نقاط مختلفة من جدار الخلية، يمكن مشاهدتها في شكل 5-42. والنوع 1 أكثر شيوعاً من النوع ب، ولكن كلاهما شائعان في العروق الثانوية مقارنة بالأنواع جـ ود. وربما يحدث نمو الجدار نحو الداخل فقط في الخلايا المرافقة للعروق الثانوية، ولكن أيضاً في تلك الخلايا الموجودة في الأجزاء الأخرى للنبات (انظر فصل 8). شكل 5-43 يوضح الصورة الالكترونية للقطاع خلال الأوراق المغمورة، والمشرحة لنبات حوذان الماء *Ranunculus fluitans*، والذي يمكن فيه بوضوح تمييز نمو الجدار نحو الداخل في الجدر الجانبية لخلايا البشرة. والخلايا الأخرى التي يحدث فيها نمو الجدار نحو الداخل ستناقش ثانية في فصل 8.

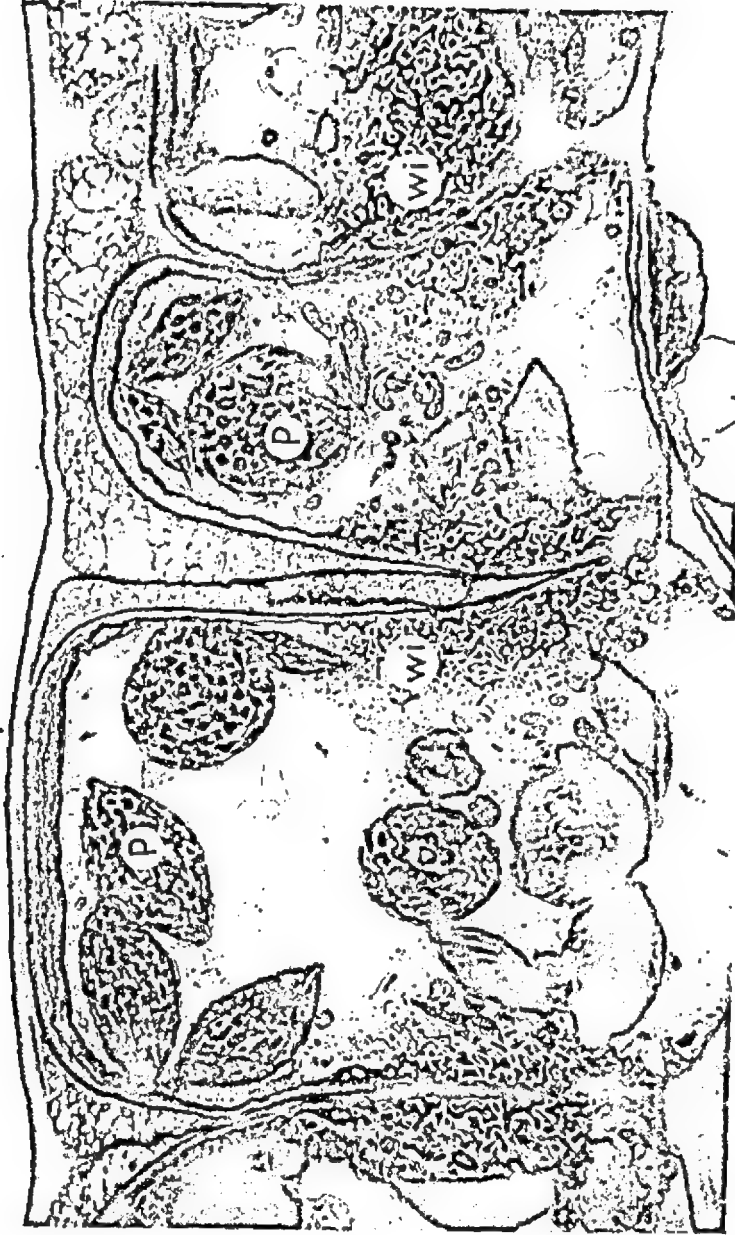
ويعتقد أن خلايا النقل لها نمو خاص تزداد فيه نسبة سطح / حجم بروتوبلاست الخلايا البرنشيمية بواسطة مرور البلازما فيما حول نمو الجدار نحو الداخل. وتستطيع هذه الخلايا القيام بوظيفة امتصاص المذيبات بأكثر فعالية من النسيج الوسطي وعناصر العرق، مارة إلى العناصر الغربالية³⁹⁴. وسنتعرض لبحث هذه الخلايا مرة ثانية.

والسؤال المطروح ما هي العوامل التي تتحكم في تمايز الأنظمة المعقدة والمختلفة للتعرق؟ ويوضح أن الجواب على هذا السؤال ليس سهلاً، ويتبين أنه لاقى القليل من الدراسة إلى الآن. ووجهة النظر التي تقول بأن العروق لها علاقة بتوزيع النمو أثناء نمو الورقة دعمت بواسطة علماء النبات الكلاسيكيين مثل Gobel



(شكل 5-42) حزم خلايا النقل في العروق الإضافية لورقة *anacyclus*. الأنواع A و B و C و D كلها موجودة؛ لاحظ نموذجار الخلية إلى الداخل (wi)، عناصر الوعاء، x، خشب. 2530x.
(From Pate and Gunning³⁹⁴ Fig 2, p. 139).

و Trol¹⁹¹. والنقاش الحالي سوف يضع هذا في اصطلاحات خاصة نوعاً ما. والدليل على هذه الرؤية⁵⁴⁷ هو أن العامل أو العوامل الناتجة من المرستيمات النشطة النمو ربما تستخدم في التحكم في تمايز الكامبيوم الأولي وقد نوقش ذلك بالنسبة إلى منشأ



(شكل 5-43) صورة المجهر الإلكتروني لخلايا بشرة الورقة الطافية للحوذان. لاحظ نمو الجدار نحو الداخل في جدار الخلية أحديدياً ووفرة البلاستيدات الخضراء (p). 4600x.
(by courtesy of DR. B.E.S. Gunning).

الورقة في فصل 3 ص (٤ وعلى ضوء هذه الرؤية، نجد أن الشريط الابتدائي، أو العرق الوسطي، لأوراق ذوات الفلقتين سوف يتميز استجابة إلى العامل الناتج من النمو القمي للكامبيوم الأولي. وفي الأوراق المركبة، يمكن تفسير تمايز العرق الوسطي لكل ورقة بنفس الطريقة. وجدير بالملاحظة في الأوراق المفصصة أو المسننة تتزامن العروق الثانوية مع التفصص أو تسنن حافة الورقة؛ أي مع مناطق النمو المتمركزة الحافة والتي ربما تنتج عامل افتراض. وبالطبع أشار slade⁴⁷⁵ إلى أن العروق الجانبية للقيقب تتميز في اتجاه وإلى التسنن، أما بالنسبة إلى نبات البرقوق فنجد أن تمايز العروق الجانبية في اتجاه تسنن حافة الورقة، ولقد اقترحت أن مراكز تمرکز النشاط المرستيمي داخل الورقة ربما يؤثر على اتجاه تمايز العروق. ويعتقد أن النمو البيني مسيطر على العوامل التي تؤثر على تمايز الكامبيوم الأولي وربما ينتشر بانتظام خلال نصل الورقة، مؤدياً إلى تمايز العروق الثانوية.

وفي محاولة لفهم العوامل التي تتحكم في تمايز العروق، يجب ألا ننسى أنظمة التعرق المميزة للأنواع النباتية المختلفة. وبوضوح يوجد تحكم وراثي لنمط العروق. وفي كل نوع نجد أن درجة ومدة النشاط في المرستيمات المختلفة التي تساهم في نمو الورقة أيضاً تتفاوت كثيراً، كما سبقت الإشارة إلى ذلك، ومن غير الملائم أن التفاعل بين هذه المرستيمات ونواتجها مسؤول عن نمط التعرق وهذه التفاعلات يمكن أن تتفاوت مثل أنظمة التعرق.

والتعرق المتوازي لأوراق ذوات الفلقة الواحدة يصعب تفسيره بالنسبة إلى التأثيرات من النشاط المرستيمي. وهناك أدلة بأن الحزم الوعائية متباعدة على مسافات منتظمة إلى حد ما. على سبيل المثال، في نصل ورقة النرجس تتميز حزمة جديدة كلما كَوّن الشريطان الموجودان أصلاً أكثر من 11 خلية متباعدة (أو بمعزل عن الأخرى)¹³⁷. ولقد اقترح Wardlaw^{559 558} أن المناطق المرستيمية النشطة التحول الغذائي ربما، بواسطة بعض الآليات مثل وضع التوترات، لها تأثير مباشر في تحديد مسارات النقل. ومن ناحية أخرى نجد أن، المناطق المرستيمية النشطة النمو ربما تنتج المواد اللازمة لتمايز الكامبيوم الأولي وأيضاً، بواسطة العمل كفور (أو منخفض) في سحب المواد الأيضية إليها، بواسطة خلق توترات فيزيائية ترسخ المسارات التي من خلالها يحدث انتقاء مرور هذه المواد. وبدون وصفه على أنه سبب مشابه، يمكن تخيل هذا النظام على أنه مشابه لخطوط القوى التي يكونها الحقل المغناطيسي، ويمثل المرستيم قطب المغناطيس.

وفي الجذور والأغصان، حيث يسود النمو القمي أثناء النمو الابتدائي، هذه

الحالة سوف تكون غير معقدة (انظر فصلي 2 و 3). وفي الأوراق، حيث شاهدنا، تعاقب اشتراك المرستيمات في نمو المنشأ، ويعتقد أن، خطوط القوى، ما هي إلا نتيجة تأثيرات المرستيمات المختلفة، وسوف تثبط بعضها البعض، وربما تكون شكلاً أكثر تعقيداً، كما يظهر في أنظمة التعرق. وفي أوراق ذوات الفلقة الواحدة، حيث يتولى المرستيم البيئي القاعدي السيادة والنمو الحافي أقل توسعاً، ومن المتوقع أن العروق الرئيسية سوف تمر طويلاً. ومن المهم أن العروق الثانوية في منشأ ورقة القمح تبدأ في المنشأ نفسه ثم تتمايز في الاتجاهين نحو قمة وقاعدة الورقة⁴⁶⁵. وفي ورقة النرجس، أيضاً، نجد أن الأشرطة الرئيسية يظهر أنها مقفولة كلية، ولكن تتمايز الأشرطة المساعدة قاعدياً¹³⁷، أي ناحية المرستيم البيئي القاعدي حيث يتمركز المعدل العالي لانقسام الخلية.

ولقد أوضح Sachs⁴⁴¹ في تجارب عديدة أن أشرطة الخشب تثبط عن التكوين في المنطقة المجاورة للنسيج الوعائي الذي يزود بقدر جيد من الأكسين. وفي حالة الأشرطة التي تتكون في وقت واحد تقريباً، ويعتقد أن هذه التفاعلات ربما تكون غير فعالة؛ ويمكن التكهن بأن تكوين نقطة التقاء العروق الثانوية والثلاثية، التي تنمو فيما بعد في تطور الورقة، ربما تأخذ مجراها بعد تزامن المصدر الرئيسي للأكسين مع العروق الابتدائية التي تضعف إلى حد ما. وهكذا ربما تتكون استجابة إلى «خطوط التوتر» التي تقيم في النسيج الوسطي بواسطة الأشرطة الابتدائية نفسها، والتي أصبحت غير قادرة على تثبيط الأشرطة الوعائية من الاتصال بها.

ويظهر أن الافتراض المتعلق بتمايز نظام العرق مفتوح للدراسة التجريبية. وربما يكون محتملاً، ولو أنه صعب بسبب انثناء وانبساط معظم منشأ الورقة النامية، وفي الحالتين في تحطيم بعض مراكز النشاط المرستيمي وفي خلق منخفضات (أو أغوار) اصطناعية. على سبيل المثال، من المعروف أن مواد الأيض الخاصة، مثل الكربوهيدرات، سوف تنتقل ناحية الأكسين المضاف⁵³. وإذا كان من الملائم إجراء مثل هذه التجارب في الطور المبكر على نحو كاف. فمن المحتمل التدخل في التمايز العادي لنمط التعرق.

تركيب الورقة والبيئة (Leaf Structure and Environment)

النباتات التي تتميز بالنمو في بعض البيئات الملائمة (مشكاة) غالباً ما تظهر نوعاً من التركيب الذي يعتقد أنه تأقلم على تلك البيئة الخاصة. ومن المحتمل أن هذا ينعكس في تركيب الأوراق. وبعض الصور التشريحية لتلك المجاميع النباتية ستدرس

لاحقاً. ووجهة النظر أن هذه الصور التركيبية هي تأقلم بحيث يقابل الحاجة المفروضة بواسطة بعض البيئات، التي تمنح الميزات على النباتات التي تنمو في مثل تلك البيئات، وربما يكون ذلك موضع شك على ضوء الاكتشافات التجريبية، التي تظهر، على سبيل المثال، أن النتح ليس بالضرورة أن ينخفض في الأوراق الوفيرة الشعيرات أو الغائرة الثغور. وكما أشير في الفصل اللاحق، إلى أن البعض من هذه الصورة التشريحية ربما تتمحور بسهولة وتتطور استجابة إلى العوامل البيئية الخاصة. وهكذا ربما توجد علاقة سببية بدلاً من تأقلم، بين البيئة والتركيب، ومع ذلك يجب الأخذ في الاعتبار أن هذا التبادل ليس منعياً.

(Hydrophytes)

النباتات المائية

أوراق النباتات المائية لها بعض الصور العامة، ولو أن تشرحها يتفاوت باختلاف الأنواع النباتية. وأوراق النباتات المغمورة في الشائع أنها عالية التشريح، وأن الورقة رقيقة جداً، ونسيج الميزوفيل متقلص إلى طبقات قليلة من الخلايا أو قد لا توجد. والثغور ربما تكون غير موجودة. وفي الأوراق الطافية، نصل الورقة في الغالب يكون كاملاً، والورقة أسمك؛ والثغور في الغالب مقصورة على السطح العلوي. وفي أوراق الأنواع المائية نجد أن الخشب في الغالب متقلص كثيراً، ولو أن اللحاء ربما يوجد بوفرة، وتوجد مسافات بينخلوية كبيرة ومتعددة بين خلايا النسيج الوسطي (شكل 44-5). وفي الأوراق المغمورة نجد أن الأوراق في الغالب لا تتمايز إلى نسيج عمادي ونسيج اسفنجي.

وبعض الأنواع النباتية يمكن أن تنمو إما في الماء أو على الأرض، وتظهر أشكالاً ورقية مختلفة. هذه الظاهرة ستناقش بالتفصيل فيما بعد.

(Xerophytes)

النباتات الصحراوية

في الأنواع النباتية التي تنمو في البيئات الجافة، أو في البيئات التي لا يتوافر فيها الماء فسيولوجياً، بعض الصور التركيبية أيضاً شائعة وأوراق مثل تلك النباتات سميكة إلى حد ما وجلدية، وطبقة الأدمة جيدة التكوين وبها شعيرات كثيرة. والنسيج الوسطي الجيد التمايز أيضاً موجود، وفي الغالب توجد أكثر من طبقة واحدة من النسيج العمادي (الاشكال 24-5 و 34-5). وجدر خلايا البشرة وتحت البشرة كثيراً ما تكون ملجننة، وتوجد طبقة مميزة تحت بشرية. وتمتلك أوراق النباتات الصحراوية نظاماً وعائياً كامل التطور وفي الغالب توجد الكثير من



(شكل 44-5) قطاع عرضي للورقة الطافية لزنبق الماء. فراغات هوائية واسعة موجودة في النسيج الوسطي لنبات الماء. النسيج المعادي بدأ في النمو. القصية متفرعة في الفراغات الهوائية. 150x.

الاسكرنشيمة، إما على هيئة قصيبات أو ألياف (شكل 34-5 ب و 45-5). والورقة ربما تكون اسطوانية أو ملفوفة. وهذا التنظيم يقال عنه إنه يحمي الثغور، وربما أيضاً يوجد في أخاديد (الأشكال 45-5 و 46-5)؛ ولكن في بعض الأنواع النباتية للحلفاء Carex، نجد أن الثغور تقتصر في الغالب على السطح السفلي وبالتالي تكون أكثر تعرضاً عندما تنتهي الأوراق إلى أعلى³⁵⁹.

أوراق بعض النباتات الصحراوية، على سبيل المثال أنواع نباتات السيدوم وبعض النباتات الملحية (التي تنمو في الظروف التي يوجد فيها الماء الملحي بوفرة ولكنه غير متوافر بسبب الظروف الأسموزية)، لحمية، وتحتوي على أنسجة تخزين الماء بوفرة. وهذا يتكون في الغالب من خلايا كبيرة رقيقة الجدر. وهناك أدلة بأن تغليظ الورقة في ورقة النباتات الملحية هو استجابة إلى تركيز كلوريد الصوديوم.

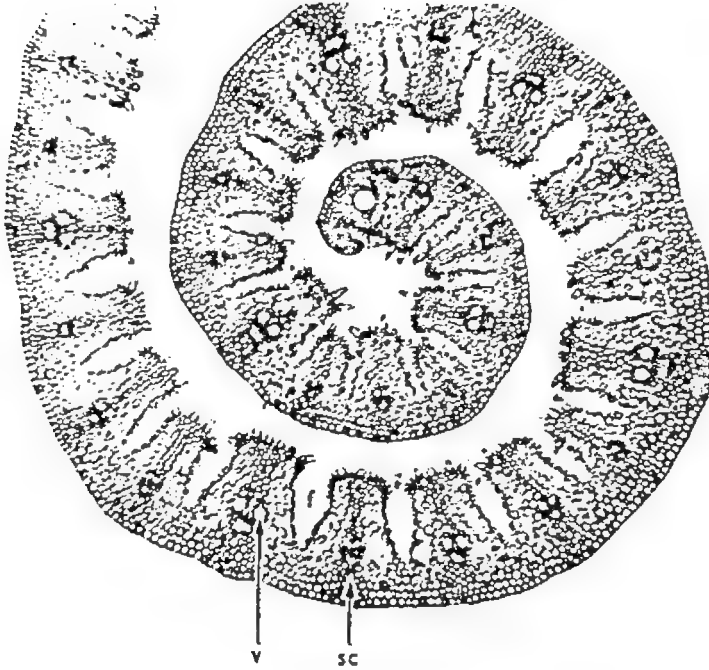
(Sun and Shade Leaves)

أوراق الشمس والظل

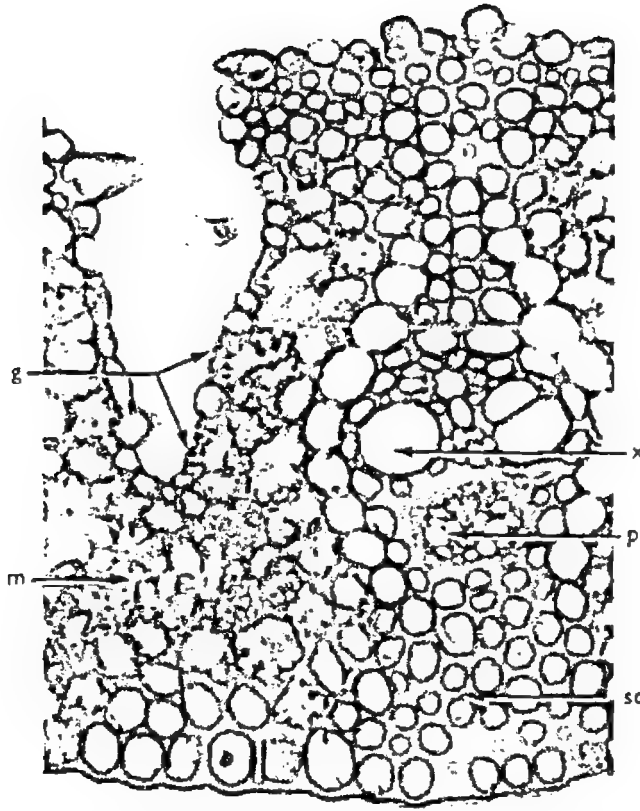
ويختلف تركيب الورقة أيضاً في البيئات المعتدلة طبقاً لشدة الضوء، الذي ينتج عنه تمايز أوراق الظل والشمس في النوع الواحد. وأوراق الشمس في الغالب

سميكة وأكثر تمايزاً من أوراق الظل من الأنواع، وشعيراتها كثيرة، ولكن مساحة نصلها أصغر، ربما يكون غائر التفصص. ولقد وجد في دراسة الأوراق من مناطق مختلفة ومن نفس الشجرة أن تركيب الورقة يتحور كثيراً طبقاً لكمية الظل⁵⁸⁵. ومتوسط حجم خلايا النسيج العمادي أقل من 60%، ومتوسط النسيج الإسفنجي 40% في المناطق الكثيرة الظل.

وفي النباتات الجزوعة (أو قليلة التحمل) التي تنمو في اصص وتحتجركي تعطي لها نسب معروفة ومختلفة من الضوء الطبيعي نجد أن الأوراق أكبر عندما تنخفض كمية الضوء؛ والعروق أيضاً واسعة الانتشار²⁶². وفي أوراق الشمس نجد أن النسيج العمادي جيد التكوين وعمودي الشكل، ويوجد نسيج إسفنجي مفكك التنظيم؛ وفي أوراق نباتات الظل نجد أن النسيج الوسطي الإسفنجي واسع

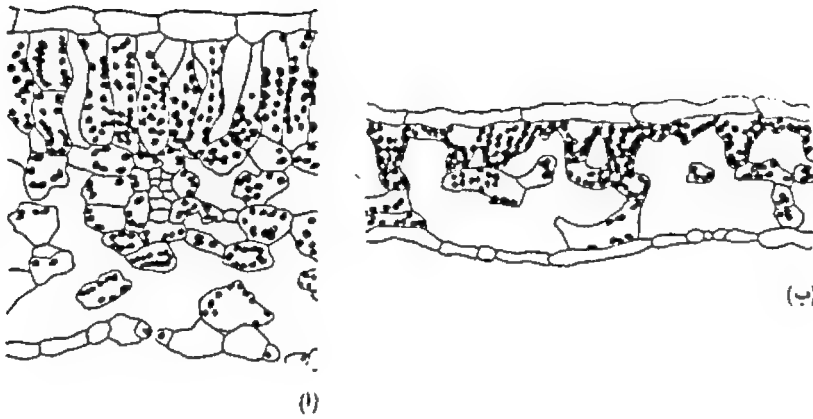


(شكل 5-45) قطاع عرضي للورقة الملفوفة لعشب الكشبان الرملية. هذه الورقة التي تتبع النباتات الصحراوية لها أخاديد (f) على السطح العلوي توجد فيها الثغور (انظر شكل 5-46). وتوجد بها سكرنشيمية بوفرة (sc) تحيط بالنسيج الوعائي (v). 50x.



(شكل 5-46) جزء من قطاع عرضي لعشب الكثبان الرملية (انظر شكل 5-45). الخلايا الحارسة اصطبغت بصبغة داكنة (g) ويمكن رؤيتها في الأخاديد. والنسيج الوسطي غير متميز نسبياً. سكرنشيمة بوفرة (sc) تحاط بالحزم الوعائية، تتكون من الخشب (x) العلوي واللحاء (p) سفلي. 300x.

الانتشار (شكل 5-47). ومن المهم أن Hyghes وجد أن ذلك النشاط المرستيمي متشابه في النوعين من الأوراق، والامتداد الكبير لورقة الظل ناتج عن الفروق في التركيب عند النضج. ومن ناحية أخرى، لاحظ Dosta¹⁵⁰ في فروع بعض الأشجار المعرضة إلى الشمس أو الظل أن منشأ الورقة عكس التحديد في البرعم. ويتضح أن الآليات المختلفة تستخدم هنا؛ في الشجرة، كما يتضح أن التأثيرات البيئية تؤثر في التطور المبكر لنمو الورقة، بينما نجد في النبات العشبي أن تأثير الظل ربما يكون في الأطوار الأخيرة للنمو، حيث إنه في هذه الحالة سوف ينمو منشأ الورقة فقط في جزء من نصل واحد، بدلاً من نموه لفترة أطول. والمطلوب إجراء تجارب أخرى على هذا الموضوع.



(شكل 5-47) قطاع عرضي لتصل أوراق Impatiens من نباتات حفظت في (ا) ، ضوء كامل، و (ب) . 7% ضوء نهار. الورقة المظلة أكثر نحافة وخلايا النسيج العمادي قصيرة وأقل تمايزاً.

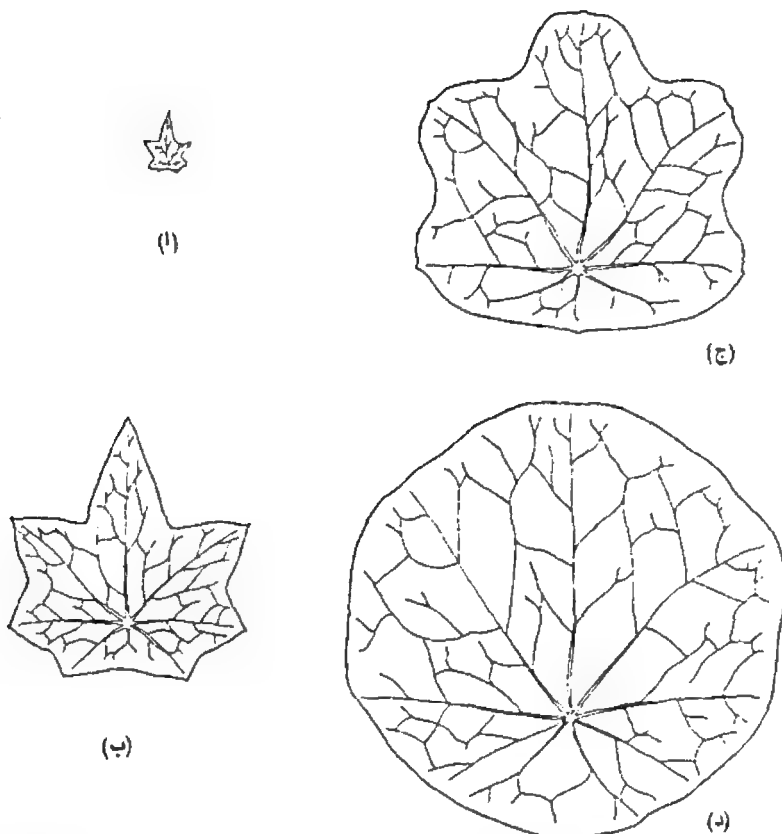
(From Hughes, ²⁶² Fig 5. - 165. published by permission of Linnean Society of London).

(Control of Leaf Form)

التحكم في شكل الورقة

ليس هذا مكان المناقشة التفصيلية لاختلافات شكل الورقة، الذي سبق شرحه في مكان ما. على سبيل المثال، ربما يرجع القاريء إلى أبحاث ¹⁸⁴ Faster على البراعم الحرشفية والأوراق الخضرية، ودراسات Allsopp على النمو المتباين ¹² و ¹⁰ والأشكال الأرضية والمائية ¹¹.

ومهما يكن، فظاهرة التباين الورقي heterophyll (وجود أكثر من شكل ورقي في النبات الواحد)، وخاصة بما يعرف بنمو وتركيب الورقة. الأشكال المختلفة للورقة، عموماً، ما هي إلا نتيجة تباين المرستيمات المختلفة المستخدمة في نمو الورقة. والتباين الورقي هو إظهار الظروف المتغيرة، إما البيئية أو أثناء التطور العرقي للنبات. وهذا نوقش أيضاً في Öpik و street من هذه السلسلة ⁴⁹⁷. وتأثير بعض العوامل الأخرى على شكل الورقة يمكن أن يرجع أيضاً إلى تأثيرها على بعض المرستيمات. على سبيل المثال، في أنواع التهجين لنبات *Tropacolum majus*، وجد أن شكل الورقة يتم التحكم فيه أساساً بواسطة اثنين من الجينات (أو المورثات) التي تؤثر على تمايز انقسام الخلية في الطور المبكر (شكل 5-48) ⁵⁸¹. ونتيجة لهذه الدراسة استنتج أن الفروق في شكل الورقة ما هي إلا نتيجة الفروق في معدلات النمو في الأبعاد المختلفة متأخراً في النمو. ولقد حدد النمط أثناء فترة انقسام الخلية



(شكل 5-48) أوراق *Tropaeolum*. (ا) ورقة الحدادة. (ب) - (د) أوراق مهجنة بين *T. peltophorum*, *T. majus*، الجين U في غياب L ينتج أوراقاً دائرية مفصصة. (ب) المجموعة الوراثية LU. (ج) LU. (د) LU أو Lu.

(From Uhaley and Wholey, ⁵⁸¹ Figs. 1-4, p.195).

مبكراً جداً في التطور العرقي إلا أن الفروقات الشكلية لم تظهر في تلك المرحلة. وهذا ربما يفسر لماذا أوراق بادررات القمح التي منع عنها انقسام الخلية بواسطة أشعة جاما تتشابه في الشكل مع البادررات العادية ²³⁰، ومنذ ذلك الحين أمكن تصور أن الانقسامات المبكرة في الجنين قبل المعاملة بالإشعاع قد ارتسمت بشكل الورقة إلى حد ما، والانقسامات الأخيرة أقل أهمية. ويعتمد شكل الورقة على النشاط النسبي للمرسيمات المختلفة أيضاً وقد ولد بواسطة الأوراق النحيفة النصل «خيط - الحداء» التي تنمو في نباتات الدخان المصابة بفيروس تبرقش أوراق الدخان. وأوراق خيط - الحداء متماثلة قطرياً، بدون نصل، وناتجة عن سكون المرسيم الحافي ⁵⁰¹.

تأثيرات العوامل البيئية على شكل الورقة

(Effects of Environment Factors on Leaf Shape)

الضوء ودرجة الحرارة كلاهما ربما يؤثران على انقسام الخلية وتمددتها في نمو منشأ الورقة¹³⁰ ،¹³¹ ،¹⁸⁰ والمستويات العالية للإشعاع ربما تقلص من مساحة الورقة.

الأوراق الخضرية والحرشفية (Foliage leaves and cataphylls)

في الكثير من النباتات الخشبية المعمرة، تغطي البراعم بواسطة أوراق حرشفية أثناء فصل الشتاء. وهكذا تنتج قمة الغصن سلسلة متعاقبة من حراشيف البرعم والأوراق الخضرية، استجابة إلى العوامل الفصلية، مثل طول النهار، في البيئة. وفي بعض الأنواع، تتكون في الوسط بين الأوراق الخضرية وحراشيف البرعم. ووجود مثل هذه الأشكال الوسطية قاد Goebel²¹⁶ إلى اعتبار أن حراشيف البرعم هي الأشكال المكبوة للأوراق الخضرية. ومنذ 1880 أوضح²¹⁵ أنه إذا أزيلت الأوراق من الأغصان، فإننا نجد أن المنشأ الذي هو عبارة عن حراشيف البرعم ينمو كأوراق خضرية، أو، إذا أجريت عملية إزالة الأوراق متأخرة في الفصل، نجدها تنمو كأشكال وسطية. ولقد أجرى بحاث آخرون تجارب مشابهة. وكما أشار Foster¹⁸⁴ إلى أن هذه الأدلة والأدلة الأخرى تقترح أن المنشأ قادر في البداية على التطور في عدة مسارات ولكنه يستجيب إلى العوامل الداخلية والخارجية التي ربما تؤثر على نموها. ونتيجة لذلك أوضح¹⁸⁶ ،¹⁸⁷ في سلسلة من التجارب على نبات الجوزية أن النمو المتفرع للأوراق الخضرية والحراشيف قد ترسخ في الوقت الذي يصل فيه طول المنشأ بين 90-190 ملليمكرون. وبالطبع، عند 90 ملليمكرون حيث يكون السيتوبلازم عميق الصبغة والانقسام الخلوي سريعاً، كما سبق أن اقترح أن المنشأ سوف يكون ورقة خضرية. ونتيجة لذلك هناك نمو واضح للسطح المجاور للمحور مؤدي إلى زيادة في السمك. وعلى النقيض، من الحراشيف الفعالة نجد أن النمو الحافي قد بدأ في الوقت الذي يصل فيه طول المنشأ 90 ملليمكرون ويتوقف النمو القمي مبكراً¹⁸⁶. وفي المنشأ الذي قدر له لينمو كشكل وسطي أو انتقالي نجد حدوث كل من النمو الحافي والنمو العلوي، إلى حد ما مخالفاً¹⁸⁷. وفي التوت نجد أن منشأ حراشيف البرعم والأوراق الخضرية غير متميزين بالتحديد إلى حين وصول طولها لـ 70 ملليمكرون على الأقل.¹¹⁷ ،¹¹⁸ وفي النرجس يتشعب نمو الحرشفة والأوراق الخضرية فقط عندما يصل طول المنشأ إلى حوالي 1 ملليمتر، معتمداً على ما إذا كان انقسام الخلية متمركزاً عند قاعدة النصل أو في الغمد¹³⁸.

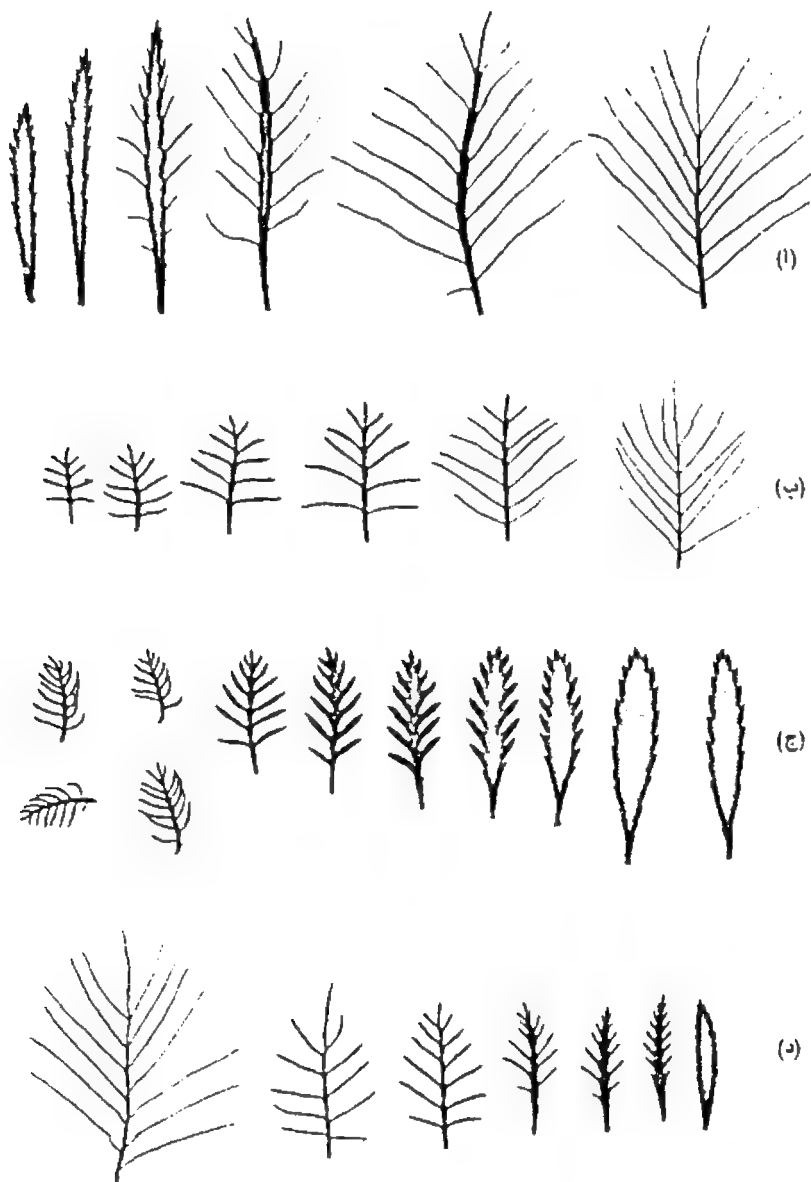
وهكذا، يتضح، أن نمو المنشأ كحراشيف أو كورقة خضرية يعتمد على توزيع النشاط بين المرستيمات القمية والعلوية والحافية؛ وهذا يمكن أن يتأثر بواسطة العوامل الفصلية مثل طول النهار ودرجة الحرارة وبواسطة تأثير الأوراق المسنة.

الأشكال الأرضية والمائية:

(Land and water forms: Proserpinaca and Ranunculus)

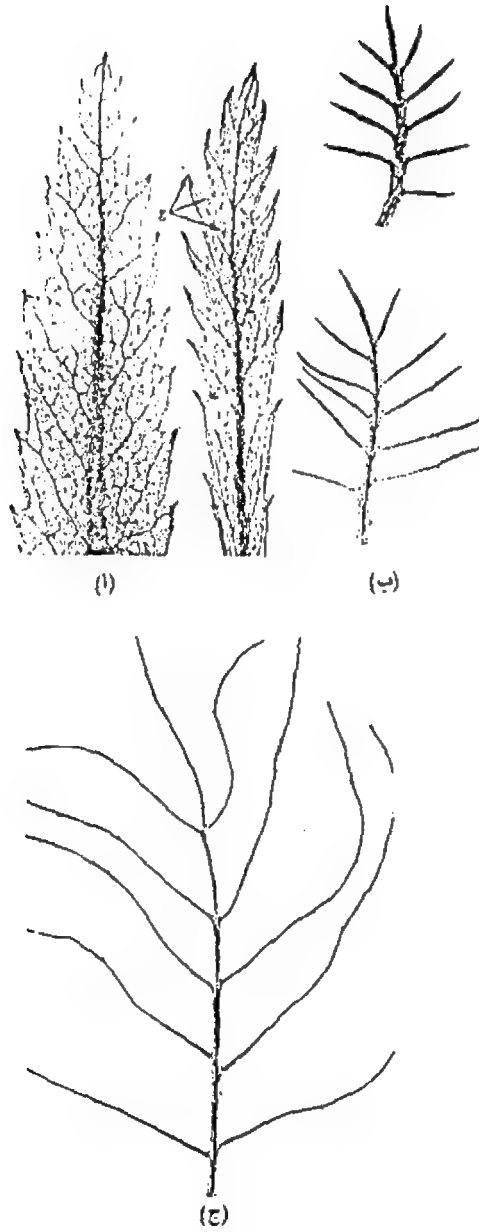
وكما سبق ذكره، إن بعض الأنواع النباتية تمتلك أشكالاً مختلفة من الورقة إذا غمرت أو نمت إما على الأرض أو بطفو أوراقها فوق سطح الماء. والفروق بين الأوراق المغمورة الهوائية غالباً ما تكون واضحة؛ وكلاهما ربما يحدثان على نفس الغصن، كنتيجة مباشرة إلى العوامل البيئية. وفي نبات *proserpinaca* أوضح McCallum³⁵⁴ في سنة 1902 أنه إذا كانت قمم الغصن الموجودة مباشرة تحت سطح الماء فإننا نجد أن شكل أوراق الماء العالية التشرح قد تمت؛ وإذا كانت فوق سطح الماء مباشرة تنمو الأوراق الهوائية المسننة الحافة. ولقد اتضح فيما بعد أن تكوين الأوراق المشرحة يمكن تحفيزها بنمو النباتات الهوائية تحت النهار القصير؛ وبمنموها تحت ظروف النهار الطويل تكون النباتات أوراقاً رمحية مسننة. وبعد المعاملة بحامض الجبرليك، نجد أن النباتات في النهار القصير تقترب من نوع الورقة الرمحية المسننة¹³³، وحديثاً، اتضح أن نوعاً آخر من الورقة يمكن تحفيزه إما بغمر الأغصان أو بتغيير ظروف طول النهار (شكل 5-49). وفي النهار الطويل، والضوء العالي الشدة، تكون الأغصان المغمورة أوراقاً متمددة⁴⁵².

وفي *proserpinaca*، تختلف الأوراق المغمورة والهوائية كثيراً ليس في الشكل فقط (شكل 5-50) ولكن أيضاً في التركيب الداخلي. الأوراق الهوائية الرمحية، المتمددة تمتلك طبقة واحدة من النسيج العمادي و 3-4 طبقات من النسيج الوسطي الإسفنجي، وثغوراً على كلا السطحين. وعلى النقيض، الأوراق الريشية المغمورة تمتلك في الغالب 3 طبقات من النسيج الوسطي غير المتمايز وقليلاً من الثغور أو قد لا توجد بها ثغور. كما تختلف أنماط التعرق أيضاً. وقمة الغصن وكذلك النمو المبكر لمنشأ الورقة لكلا النوعين متشابه؛ وتتكون الفصوص قاعدياً عند حافة الورقة لكلا النوعين. وبعد أن يصل المنشأ إلى ارتفاع 500-600 ملليميرون ولها 5 أزواج من النصوص (في البلاستوكرون الخامسة لأوراق النهار الطويل أو عند 10 أو 11 في أوراق النهار القصير)، ويتشعب النمو⁴⁵². ويتضح أن العوامل البيئية المختلفة تعمل على مدى النمو الحافي في محور الورقة وعلى وضع القمة والنمو الحافي لفصوصه أو رويشاته.



(شكل 5-49) سلسلة من الأوراق الانتقالية لنبات *proserpinaca* تكونت على الأغصان المعرضة الى التغيرات المتقطعة للبيئة. الورقة المسنة على يسار كل شكل. (ا) الانتقال من النهار الطويل (Ld) إلى النهار القصير (sd) تتكون ورقة مغمورة. (ب) نهار قصير هوائي إلى SD مغمور. (ج) sp هوائي إلى ID هوائي. LD (د) مغمور إلى LD هواء.

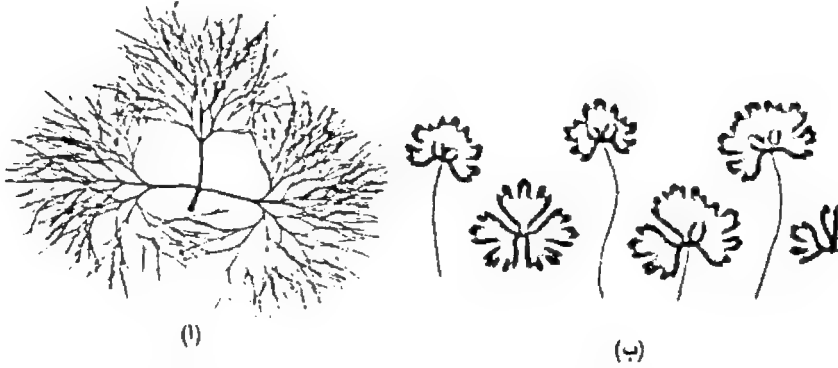
(From Schmidt and Millington, ⁴⁵², Fig.3, p.268).



(شكل 5-50) أوراق واضحة proserpinaca، تظهر الاختلاف في شكل الورقة طبقاً إلى البيئة.
 (أ) الأوراق الممتدة للأغصان الهوائية L.D، تظهر الغدد الداكنة (g) على السطح السفلي وعبر الحافة
 (ب) أوراق النهار القصير SD الريشية. يوجد عرق واحد في العرق الوسطي وكل فص من الورقة. (ج) ورقة
 النهار القصير SD المغمورة.

(From Schmidt and Millington, ⁴⁵², Figs 19-21, p.275).

وفي الأنواع المائية الأخرى، الحوذان، والتي فيها الأوراق المغمورة المشرحة تختلف كثيراً عن الأشكال الهوائية (شكل 51-5 أ و د)، ودرجة الحرارة المنخفضة يمكن أن تحفز نمو الأوراق المشرحة على النباتات الأرضية. ومرة أخرى نجد أن قمم الأغصان المغمورة والنباتات الهوائية متشابهة، ويعتقد أن العوامل البيئية تعمل على معدل تكوين الفصوص في الأوراق النامية، وتؤثر على انقسام الخلية مباشرة⁶⁰.



(شكل 51-5) شكل الورقة في الحوذان (أ) الورقة المشرحة من السلمية السابقة للغصن المغمور طبيعياً. (ب) الأوراق المفصصة التمدد من السلمية السابقة للأغصان الأرضية التي تتكون طبيعياً.
(From Bostrack and Millington, ⁶⁰ Figs. 1 and 2. p.4).

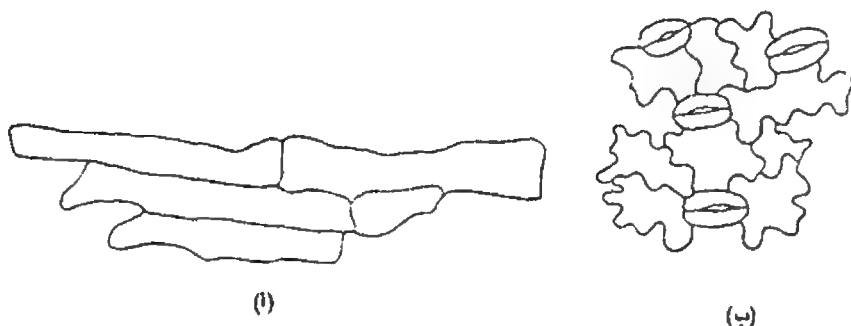
واللغز المحير للعلاقة بين طول النهار والغمر المشرح فوق لنبات *proserpinaca*، وقد درس بواسطة cook¹⁰⁸ في الحوذان. وفي هذا النوع، تحدث ثلاثة أشكال من الورقة: المغمورة، والأوراق المشرحة كلية، والأرضية، وتحتوي الأوراق المشرحة على قطع قصيرة في الهواء تحت النهار الطويل؛ وتتكون الأوراق المفصصة والطافية كلية تقريباً في النباتات المغمورة تحت النهار القصير. وربما تتكون الورقة المشرحة أو الكاملة على نفس القمة من البلاستوكرونات اللاحقة. ومرة أخرى، تعتمد الفروق على كمية وموقع النشاط في المرستيمات الحافية. ولقد أوضحت التجارب العديدة أن في النهار القصير (10 ساعات من الضوء أو أقل) ينمو النوع المغمور فقط من الأوراق المشرحة، بغض النظر عن ما إذا كانت تنمو مغمورة أو على الأرض. وفي 14 ساعة من الدورة الضوئية، تتكون الأوراق المشرحة فقط، ولكن هذا النوع المغمور في النباتات المغمورة والنوع الأرضي في النباتات التي تنمو في الجو الجاف. وفي 16 ساعة دورة ضوئية، تتكون أوراق كاملة على القمم المغمورة، والأوراق المشرحة للنوع الأرضي على القمم الموجودة فوق سطح الماء. وهكذا نجد في هذه الحالة أن الماء يحدد شكل الورقة فقط تحت الدورة الضوئية الطويلة (أي النهار الطويل)، وليس له تأثير

تحت النهار القصير. واعتقد cook أن اللدونة في شكل الورقة يسمح هذا النوع باستخدام كلا الفرقين للطبيعة الثابتة والمتغيرة. وتأثيرات هذه العوامل المختلفة على نمو المرستيمات الحافية لم تدرس مباشرة، وتركت حقلاً ييشر بدراسة لاحقة.

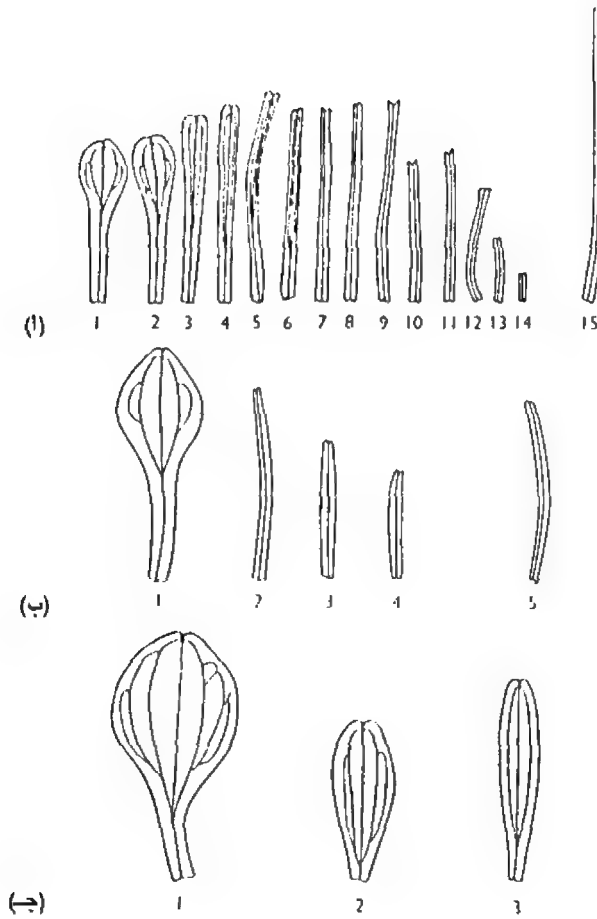
Experiments on Callitriche

تجارب على كاليتريكا

بعض أنواع الأجناس المائية لنبات كاليتريكا، مثل *C. Intermedia* تحتوي على أوراق حدادة طويلة، الشكل التي تثبت النباتات المغسورة. وتوجد بالأوراق الطويلة ثغور قليلة، وخلايا البشرة طويلة وعرق واحد. والأوراق البيضية، والأشكال الطافية أو الأرضية، توجد بها ثغور على السطح العلوي، وخلايا البشرة متساوية الأقطار تقريباً وعروق عديدة (الأشكال 52-5 و 53-5). ومرة أخرى، لا يوجد فرق في حجم أو تركيب قمة الغصن في الشكلين من النباتات²⁸⁹. والتغيرات في شكل الورقة التي ينتجها الغصن يمكن حثها بغطس الأغصان، أو بالسماح لها بالوصول إلى سطح السائل؛ ولقد تم التوصل إلى نتائج مشابهة باستعمال نبات *Hipuris*³⁵⁶. وفي تجربة باستعمال كاليتريكا نقلت الأوراق البيضية، للأكاليل الطافية لثلاثة أنواع نباتية إلى مراكز مغسورة في ماء مناسب (جار). وبعد 1-2 شهر تحورت الأوراق الموجودة على أغصان نوعين من النباتات إلى ورقة طويلة ولها عرق واحد بينما النوع الثالث *C. stagnalis* أصبحت أوراقه أكثر نحافة ولكن لا زالت تحتفظ بثلاثة عروق (شكل 53-5)²⁸⁷. منشأ الورقة الفتية للأوراق الطويلة والأكاليل البيضية متشابه في الشكل؛ والمنشأ الرابع أو الخامس من القمة التي توضح الفرق الواضح الأول في الشكل، ووجود العروق الثلاثة في المنشأ الذي أصبح أوراقاً بيضية، وافترض الشكل المميز.



(شكل 52-5) خلايا البشرة من السطح العلوي لأوراق *Callitriche*، أخذت من النقطة الوسطية في الورقة عند السلمية 11. (أ) من الأوراق الشريطية للغصن. (ب) من الأوراق البيضية للغصن. (From Jones, 289, Fig.5. p.100).



(شكل 53-5) أوراق من الأوراق البيضية للأغصان *Coltriche* التي غمرت في ماء جار لمدة شهر أو أكثر. (1) *c. Intermedia*, 14-1 أوراق من السلميات المتتابعة بعد شهر واحد من الغمر. 1 الورقة البيضية الأصلية؛ 15 مجموعة من الأوراق من النبات المغمر لمدة 3 شهور. (ب) *c. obtusangala*, 4-1 مغمورة لمدة شهر واحد. 1 الورقة البيضية الأصلية؛ 2-4 الأوراق المتلاحقة من الفصن الإبطي الناجي؛ 5 الورقة الناجية من المحور الأساسي 3 شهور بعد الغمر (ج) *C. Stagnalis*, 3-1 مغمورة لمدة شهرين. 1؛ ورقة بيضية مغمورة؛ 2 ورقة ممثلة على المحور الأصلي؛ 3 الأوراق الشريطية التي تتكون على أي من الأغصان. (From Jones, ²⁸⁷, text. Fig.1, p.229).

وفي *C. Intermedia* من المحتمل عكس التغير في الشكل وحت الأوراق البيضية من الاكاليل المغمورة تكون أوراقاً طويلة بغمرها في 30% من ماء البحر ²⁸⁸. وهذه الأوراق تشبه حدوث الأوراق البيضية العادية في توزيع الثغور وشكل خلية البشرة،

ولكنها تحتوي على عرق واحد فقط. والتغيرات في شكل الورقة يتضح حدوثها في طور متأخر من نمو الورقة. ويتضح من هذه التجارب أن غطس أو صعود أكاليل النبات يؤثر على مدى النمو الحافي في الأوراق النامية؛ والدراسات اللاحقة للتأثيرات النسبية للفروق في الضغط الأسموزي على انقسام الخلية وتوسعها ربما يكون مهنياً. ومن المهم أن الأوراق القرصية لنبات *C. stagnalis* المعاملة بهرمون حامض الجبرليك تشبه تلك الأوراق المتكونة عاديّاً من الأنواع المغمورة³⁵⁵. هذه الأنواع لا تنتج حقاً أوراقاً طويلة عند الغمر. والأوراق التي تكونت بعد المعاملة بحامض الجبرليك أظهرت زيادة شبه الطول / العرض حوالى 50%.

Experiments on Marsilea

تجارب على المارسيلا

سرخس المارسيلا، الذي يمتلك أوراقاً يانعة رباعية التقسيم، أيضاً قد تعرضت لدراسة شكل الورقة. وأوضح Allsopp⁵ أن الجراثيم النامية في المزرعة المعقمة في وسط يحتوي على 5% جلوكوز نتج عنه شكل ورقة الأرض، بينما تلك الموجودة على الوسط نفسه ولكنها تحتوي على 1 و 2% جلوكوز كانت شكل ورقة الماء. وتختلف هيئة أوراق الأرض عن هيئة أوراق الماء (المغمورة) في الشكل، ووجود الثغور على السطح السفلي وكذلك السطح العلوي، وشكل خلايا البشرة. وهيئة ورقة الماء يمكن حتها في النباتات التي تنمو في 4% جلوكوز - الذي سوف ينتج عاديّاً الهيئة الأرضية - بإضافة الجبرلين إلى الوسط⁶. ومن هذه التجارب وغيرها، استنتج Allsopp⁷ أن تركيز السكر داخل الأنسجة هو العامل الأساسي، وهذا يتأثر بواسطة المتغيرات الأخرى.

وباستعمال أنواع مختلفة من المارسيلا والضوء المستمر، وجد Gaudt²⁰⁰ أن النباتات الموجودة في 5% سكر في الوسط السائل أعطى لنوع الورقة المغمورة أكثر من هيئة ورقة الأرض. القصر بواسطة الظلام أو الأشعة فوق - الحمراء ثم يليها النمو في الضوء المستمر أدى إلى تكوين هيئة ورقة الأرض في الوسط نفسه. وهذا يحدث في كلتا الحالتين في الأوراق على النباتات وبواسطة الأوراق المعزولة في المزرعة²⁰¹. ولقد أشار Gaudet إلى أن منشأ كلا النوعين من الأوراق متشابه إلى حين الطور المتأخر من النمو وأن الفروق ما هي إلا نتيجة لنشاط المرستيمات الحافية. وهكذا، يمكن تحويل هذا النشاط بواسطة العديد من العوامل المختلفة.

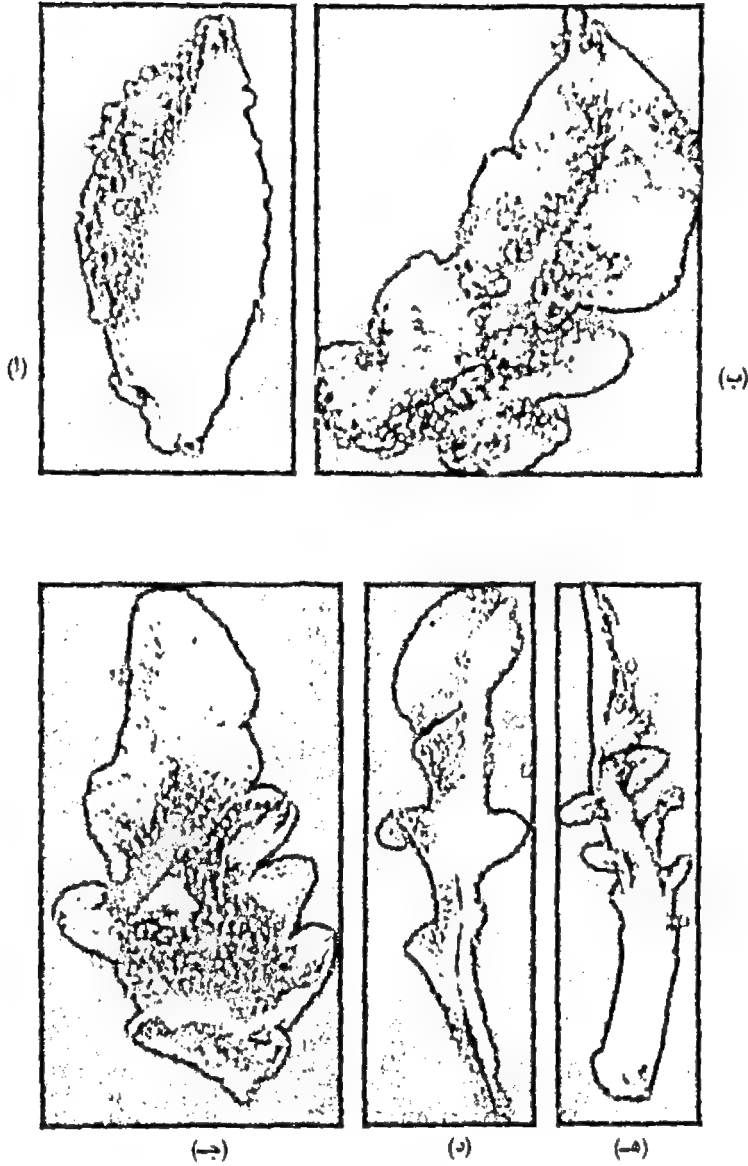
تأثيرات العوامل الهرمونية على شكل الورقة

(Effects of hormonal Factors on leaf shape)

وكما سبق ذكره إن حامض الجبرليك يمكن أن يؤثر على شكل الورقة. ومن المعلوم أنه يعمل ذلك في العديد من الأنواع النباتية، وفي الأنواع المختلفة ربما يحفز الفصوص أو الأوراق كلية¹²⁵. لم يكن واضحاً، ما إذا كان حامض الجبرليك يعمل مباشرة على الورقة النامية أو ما إذا كانت التأثيرات يتم التوسط فيها عن طريق الغصن الذي يحملها. تجارب المزارع التي استعملت فيها النباتات كاملة ومنشأ الورقة المعزول ساعدت في الإجابة على هذا السؤال، حيث وجد أن الجبرلين أثر على منشأ الورقة حتى إذا عزلت من الغصن. لقد أوضحت التجارب الحديثة التي استعمل فيها نبات الشوك أنه إذا نما النبات كاملاً في مزرعة معقمة على وسط يحتوي ح 1 الأوراق الناضجة تبقى بسيطة ولا تصل الهيئة المفصصة لنباتات الكنترول. وإذا نقلت النباتات التي تنتج أوراقاً مفصصة من وسط الكنترول إلى وسط به ح 1، فنجد أن الأوراق التالية بسيطة وكاملة¹⁷⁵. إذا قطع منشأ الورقة فرادى ثم زرعت في مزرعة، كل إلا أن الرابعة الأصغر تنمو كأوراق مفصصة (شكل 5-54). وإذا زرع مشابه في وسط يحتوي على ح 1، يكون المنشأ فصوصاً قليلة وطويلة كثيراً (شكل 5-55). وتقترح النتائج أن ح 1 أثر على خط انقسام الخلية في المرستيم الحافي؛ وربما أيضاً يؤثر على استطالة الخلية. هذه التأثيرات ناتجة عن استطالة العنق وتخفي بعض منشأ الفص¹⁷⁶.

وفي بعض أنواع السنط أوراق الحدادة، أوراق مركبة، ريشية، بينما الأعضاء الخضرية البالغة أعناق ورقية كاملة. وفي السنط الأعناق الورقية مساوية إلى عنق ومحور الورقة الريشية⁴⁷ أن عنق الورقة العمودي المميز الذي يشبه النصل قد يكون نتيجة للنشاط الطويل للمرستيم العلوي (شكل 5-11). ونتيجة لذلك تفلطح عنق الورقة في الخط القطري، أكثر من المماس، إلى قمة الغصن. ويستمر نشاط المرستيم المجاور للمحور (العلوي) إلى أن يصل ارتفاع المنشأ من 1000-1500 ملليمكرون. ويتلو النمو البيئي وانقسام المرستيم. وقد أكدت المقارنة بين الأوراق الريشية المتضاعفة والأشكال الانتقالية أهمية النمو النسبي للمرستيم المجاور للمحور ومنشأ الوريقة، ومن المحتمل أن الأخير هو نتيجة نشاط المرستيم الحافي.

ومعاملة الأغصان التي تحمل الأعناق الورقية لنبات *A. melanoxylon* بالجبرلين تنتج عنه زيادة في معدل النمو ونمو أوراق الحدادة الريشية بدلاً من الأعناق الورقية الكاملة⁵⁴. ولقد اعتبر أن تكوين الأوراق الريشية يرجع إلى زيادة معدل نمو



(شكل 54-5) منشأ ورقة *centaurea s.* قطعت من النبات ونمت في وسط غذائي معقم لمدة 1.5-2 شهر. (ا) منشأ الورقة الاصغر الثالثة. p_2 , عند وقت القطع، قشلت في النمو، أي فصلت من المزرعة. $50\times$. (ب) p_5 ، التي كونت فصوصا في المزرعة. $15\times$ (ج) p_6 . (د) p_7 . $12\times$. (هـ) الترجمة المصغرة الفص الورقة البالغة. $3\times$. قارن شكل 55-5.

(From Feldman and Cutter, ¹⁷⁶, Figs.11, 14, 15, 17 and 22, p.43. (c) 1970 by the University of Chicago, all rights reserved).



(شكل 55-5)

(شكل 55-5) منشأ ورقة *centaurea* المقطوعة من النبات ونمت لمدة 1.5-2 شهرين في وسط مغذى المضاف إليه هرمون X_3 - تأثير الهرمون تثبيط عدد الفصوص. في المنشأ المسن لتحفيز استطالة الفصوص وكل المنشأ. قارن شكل 54-5. (أ) عمر المنشأ p_5 ، المنشأ الأصغر، عند وقت القطع. لا تتكون فصوص. تحتوي الفصوص على مخفاف في القمة ولها نمو يشبه الكالاسي عند القاعدة. $10\times$. (ب) p_7 لا تتكون فصوص بجانب تلك الفصوص التي تكونت وقت القطع. $12\times$. (ج) p_9 ، $10\times$. (د) p_{10} ، $3\times$. (هـ) p_{11} ، $3\times$. (و) من اليسار إلى اليمين p_9 ، p_{10} ، p_{11} و p_{12} بالتكبير نفسه. المنشأ المسن نما إلى حد كبير نسبياً من p_9 ، $2.5\times$.

(From Feldman and Cutter, ¹⁷⁶ Figs.24, 28, 32, 33, 34 and 36, p.45. (c) 1970 by the University of Chicago, all rights reserved).

الغصن، ولكن من المحتمل أن الجبرلين يؤثر على الكميات النسبية للنمو العلوي والحافى في منشأ الورقة المفرد. وتجارب مزارع منشأ الورقة المقطوعة للسنت القت الضوء على هذه المشكلة الهامة.

التغيرات التطورية العرقية في شكل الورقة

(Ontogenetic changes in leaf shape)

الكثير من النباتات تظهر نمواً متباين الأصل heteroblastic deve، التغير في شكل الورقة مع العمر. وقد اعتبر أن هذه التغيرات تعكس زيادة الحالة الغذائية للنبات التام. ونتائج العديد من التجارب تتشابه مع وجهة نظر العوامل الغذائية التي تؤثر على نمو الورقة ويتم التوسط فيها من خلال تأثيرها على قمة الغصن، وخاصة حجمها. ¹⁰ ، ¹² وشكل منشأ الورقة الفتية المقطوع والمزروع في وسط غذائي يتأثر كثيراً بكمية السكر في الوسط ⁴⁹⁹. منشأ الورقة الفتية لنبات centaurea، أيضاً، قادر على الاحتفاظ بالنسخة المصغرة البالغة، للهيئة المفصصة عندما تقطع قبل تكوين منشأ التفصص وتزرع معزولة (شكل 5-54) ¹⁷⁶. وبغض النظر عن اكتشاف الورقة المقطوعة، والعوامل في كل النبات التي تنظم معدل نمو الورقة من المحتمل أن تكون هامة في التحكم في شكلها ⁴⁹⁹؛ وتأثيرها يجب أن يكون على نشاط ومدة نشاط المرستيمات المختلفة في منشأ الورقة التام. وتطلب الحاجة إلى دراسات أكثر دقة على نشاط المرستيمات في الأوراق.

الشيخوخة والسقوط (Senescence and Abscission)

ومهما يتبع مسار نمو الورقة، وأيما شكل يحققه (أو يحززه)، ففي النهاية يمر بالشيخوخة ويفصل، ويسقط من النبات. وفي أنواع النباتات المتساقطة الأوراق السقوط هو ظاهرة فصلية؛ وبما يسمى بالأنواع الدائمة الخضرة وتفصل الأوراق الفردية بعد سنة أو أكثر من النمو والتطور، ولكن لا تسقط كل الأوراق مرة واحدة. والشيخوخة عبارة عن عملية لم تفهم بالكامل إلى الآن.

ونشاط الأوراق والأعضاء المحددة الأخرى يتم تنظيمها ليس فقط بواسطة التغيرات الموجودة بداخلها ولكن أيضاً بواسطة التفاعل مع الأجزاء الأخرى للنبات ⁷⁷. ونتائج سلسلة إحدى التجارب التي بحثت فيها التفاعلات بين أجزاء نباتات الفاصوليا أيدت نظرية أن الشيخوخة المتعلقة بالعوامل (من المحتمل سيتوكينينات) الناتجة في الجذور تحتاجها الأوراق لتكوين البروتين، تشتق من

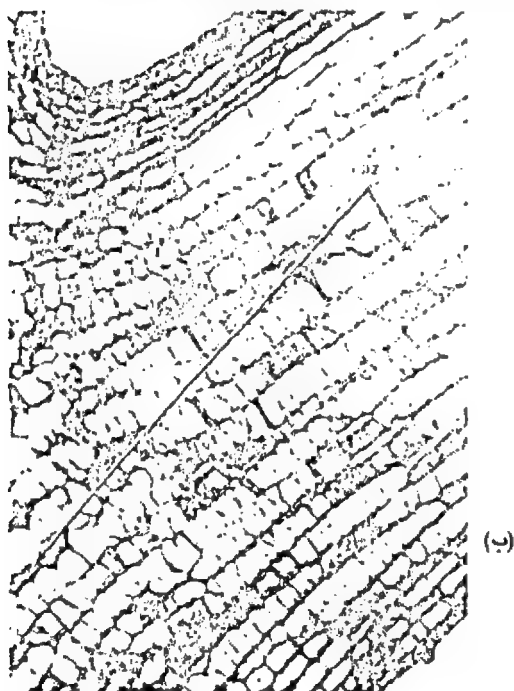
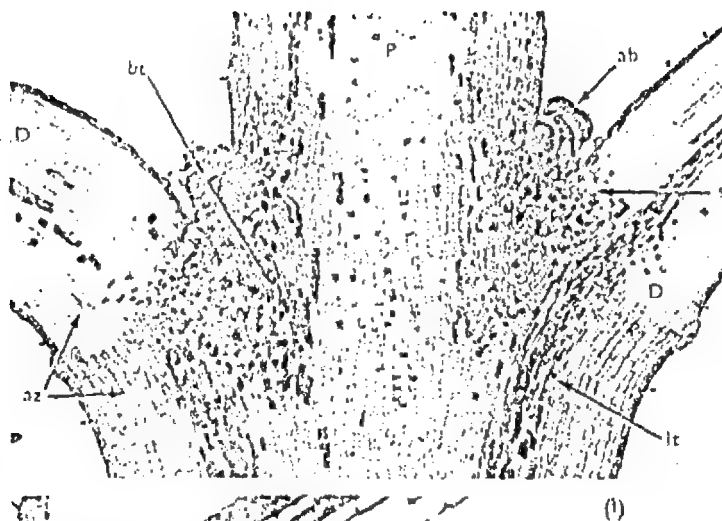
الأوراق عندما توجد الفواكه النامية، وينتج عنها شيخوخة الورقة⁵⁷¹. والآليات المستخدمة في الشيخوخة لا زالت عالية التضارب.

وتتميز شيخوخة الورقة في الغالب باصفرار الأنسجة وبواسطة التغيرات الكيموحيوية المصاحبة، مثل تقليل الفعالية أو نقص تركيب RNA والبروتين. أثناء فترة الشيخوخة ربما يحدث أنماط مختلفة ومتعددة من التحولات الغذائية⁴⁶⁷.

وتركيبياً، التغيرات المهمة المتعلقة بالشيخوخة هي تلك التغيرات التي تحدث وقت السقوط. ولقد درس هذا الموضوع أيضاً في كتاب آخر من هذه السلسلة⁴⁹⁷. وفصل الورقة في الغالب يتبع الشيخوخة أو الجرح. وينظم السقوط بواسطة الهرمونات والمثبطات المتعددة؛ لا العملية نفسها ولا تأثيرات هذه المواد على التغيرات التركيبية مفهومة بالكامل. ويشتمل السقوط أساساً، على نصل الورقة من الساق أو المنطقة القاعدية للعنق بواسطة فصل أو تفسخ الخلايا، والتكوين المتلاحق لطبقة الحماية المسويرة تحت السطح المعرض. وتوجد منطقة الانفصال abscission zone عند قاعدة العنق (شكل 5-56 أ و ب). وفي الغالب يمكن تمييزها بواسطة لونها الشاحب؛ وفي بعض الأحيان أيضاً متقلصة. وداخلياً، تتكون منطقة السقوط من منطقة صغيرة، من الخلايا الرقيقة الجذر توجد بها مسافات بينخلوية قليلة أو قد لا توجد (شكل 5-56 ب). والنشا في الغالب غير موجود أو يوجد بكميات صغيرة. ومع ذلك يوجد بوفرة في المناطق المجاورة. والألياف ربما تكون صغيرة أو غير موجودة². وتتكون منطقة الانفصال في درجات مختلفة طبقاً للأنواع. ويمكن اعتبارها كم منطقة انتقالية من التركيب غير المترابط (أو المتقطع فجأة)⁵⁷⁵، وفي بعض الأحيان تعتبر منطقة ضعف.

وتتكون طبقة الفصل Separation Layer النموذجية في المنطقة البعيدة عن منطقة الانفصال². ويترسب النشا في الغالب في هذه المنطقة. وربما تتمركز المواد مثل السيوبرين واللجنين في المنطقة المتعددة الطبقات الخلوية التي تقع تحت منطقة السيوبرين⁵⁷⁶. وطبقة الحماية، التي تقلل من تعريض سطح الجرح بعد الفصل، هكذا تتكون.

وفي الفاصوليا القزمية توجد زيادة كبيرة أثناء الانفصال في عدد التيلوز في العناصر القصصية التي تتكون في منطقة الانفصال. وهذا يصاحبه تحلل الكالوز من العناصر الغريالية في هذه المنطقة. وتزداد هذه التغيرات بالمعاملة بالمواد التي تحفز الانفصال وتقل بالمعاملة بالمواد التي تثبطها. ولقد اقترح أن وجود العدد من التيلوز ربما يسبب ضغط الماء في الأنسجة البعيدة عن طبقة النصل، بينما يسهل انحلال



(شكل 5-56) مناطق النصل في القطن. (ا) قطاع طولي للنبات المقطوع يوضح مناطق السقوط. D، الأبعد؛ الأقرب؛ ab، برعم إبطي؛ az، منطقة السقوط؛ bt، مسار الفرع؛ it، مسار الورقة؛ النصل. 25x. (From Bornmaan, C.H. (1965).)

التأثيرات الهستولوجية والكيمياء النسيجية للجبرلينات والأكسين على السقوط. (ب) (ph. D. desertation, University of California, Davis Fig.16).

قطاع طولي في العقدة الفلقية للقطن يوضح منطقة السقوط (az). 75x. (From Bornman et. al., ⁵⁸ Fig. 2, p.126).

الكالوز تحريك المواد إلى الأنسجة القريبة، وهذه التأثيرات تساهم في شيخوخة التمرکز الخلوي في منطقة الانفصال⁴⁶⁰. لقد وجد Bornman⁵⁵ أن الانفصال السريع يحفز في الأنسجة المنقولة للقطن، مستعملاً منظمات السقوط المختلفة، يتكون تيلوز قليل. واستنتج أنه على الرغم من وجود علاقة بين الانفصال وتكوين التيلوز إلا أنها ليست علاقة عرضية.

وربما يحدث الفصل بتحلل الصفيحة الوسطى، وتحلل كل من الصفيحة الوسطى وجدار الخلية الابتدائي، أو بواسطة التكسير الآلي مستخدماً العناصر غير الحية⁵⁷⁵. وبذلك يتوجه الانتباه ناحية التغيرات في جدار الخلية وفي الأنزيمات التي تذيب البكتين والمكونات الأخرى لجدار الخلية. وفي الفاصوليا، زيادة نشاط البكتينيز تسرع في الفصل وتغيرات جدار الخلية شوهدت بالمجهر الإلكتروني تنسجم مع تحلل البكتين³⁶⁹. ولقد اعتبر أن تحلل البكتين وحده غير كاف للفصل. وفي القطن، نجد أن كلا من المواد البكتينية والهيموسيليلوز قد أزيلت من طبقة الفصل أثناء الانفصال. وإزالة المواد البكتينية ربما يتبعها تكسر مكونات الجدار الابتدائي، مما ينتج عنه التمزق. ويعمل حامض الأبسيسيك على تمركز الانحلال البينخلوي ومكونات جدار الخلية⁵⁶،⁶⁹. ومشاهدة الروابط البلازمية المتفرعة في خلايا منطقة انفصال عنق الزهرة تقترح أن الانحلال بين الخلايا ربما يحدث في هذه المراكز²⁷⁵.

لقد كان معروفاً منذ سنوات أن الأكسين المرتحل من فصل الورقة يؤخر الانفصال. (وهذا حقيقة بالنسبة للفواكه النامية؛ انظر فصل 7). والأنسجة المنقولة، والتي تتكون من قطع من الساق التي تحمل عنقاً أو أكثر والتي قُطعت منها نصل الورقة، استعملت في معظم التجارب التي استعملت لدراسة الانفصال، حيث إن انفصال عنق الزهرة يمكن إسناعه بإزالة نصل الورقة. وفي أنسجة القطن الحديثة النقل، نجد أن منطقة الانفصال الافتراضية لا تختلف تشريحياً عن المناطق المجاورة للعنق، ولكن يحدث الانفصال في حوالى 60 ساعة، ويتبعه العديد من التغيرات التركيبية⁵⁸. ويمكن معاملة الأنسجة المنقولة بسهولة بواسطة المواد الهرمونية المختلفة ومشاهدة تأثيرها. ولقد حذر Jacobs²⁷⁰ من أن استيفاء النتائج من الأنسجة المنقولة إلى النبات المتصل ربما لا يكون صحيحاً دائماً.

وطول النهار ربما يؤثر على الانفصال، فالنهار الطويل يعوق الانفصال أما النهار القصير فيسرع فيه. على الرغم من أن غالبية الأنواع المتساقطة الأوراق هي نباتات المنطقة المعتدلة والتي فيها سقوط الورقة ربما يكون تأقلاً لظروف الشتاء مناسبة، وبعض نباتات المناطق الاستوائية أيضاً تظهر السقوط الفصلي للورقة. ولقد تبين

حديثاً أن تظليل ورقة النبات الاستوائي المعمر *plumeria* هو استجابة إلى ظروف النهار القصير. وتقطع الليلة الطويلة يمنع فصل الأوراق الخضرية³⁷² وهذه الآلية ربما تعطي للنبات الحماية ضد فصول الجفاف.

وقبل انفصال الورقة يوجد خفض في كمية الأكسين في الورقة ونقص في منحدر الأكسين عبر منطقة الانفصال². (قارن تأثير الأكسين على تكوين الكامبيوم الفليني في الساق، نوقش في فصل 4، ص 28). وكلما تقدمت الورقة في العمر، توجد تغيرات في فعالية واتجاه انتقال الأكسين في العنق²⁷⁰. وتحت بعض الحالات، وخاصة مع الأنسجة المنقولة، الأكسين المضاف يمكن أن يحفز الانفصال؛ وهذه التأثيرات تبعثرت بالنسبة إلى حث إنتاج الأثيلين¹⁹⁵. وقد أجريت الكثير من الدراسات التجريبية باستعمال الأثيلين. وحديثاً فإن الهرمون الذي يسرع في الانفصال، أطلق عليه حامض الأبسيريك (ح أ ب)، الذي تم عزله من الثمار الفتية للقطن³⁹¹، والأجزاء الأخرى للنبات. هذه المادة هي مثبطة للنمو وتؤثر أيضاً على السكون والمظاهر الأخرى للنمو والتطور. ومن هذه الناحية فإن التقرير المتعلق بالإشعاع المحفز لطفرة *Corchorus olitorius*، والذي يوضح كلا من تعويق معدل النمو وزيادة معدل الانفصال، يعتبر مهماً⁴⁶³. المستخلص الخام للماء لأوراق الشيوخوخة للطفرة يعجل (أو يسرع) الانفصال في سلالة الآباء، مما يقترح حدوث مواد تعجيل الانفصال في أوراق الطفرة. ولقد سجل حديثاً³¹² أن جزءاً من مستخلص (يعتقد أنه جزء بروتين) يرققات خنفساء القطن عجلت من انفصال أزهار القطن وخلصت الأعناق من الاتصال. والبروتينات الأخرى، عندما تحقق بالعملية نفسها، ليس لها مثل ذلك التأثير. ويعتقد أن مواد تحفيز الانفصال من المحتمل أن تكون بروتيناً ينطلق إلى برعم الزهرة عندما تطرح اليرقات شعرها. وتتغذى خنفساء القطن عادة وتضع بيضها في براعم أزهار القطن. وأن ملاحظات وضع البيض تؤدي إلى انفصال البراعم الزهرية التي تحت هذا العمل.

ومنظمات السقوط المختلفة أو التوازن بينها، بوضوح تسبب التغيرات التركيبية المتزامنة مع سقوط الورقة، وقد أجريت دراسة قليلة لتوضيح تأثيراتها التشريحية. وباستعمال الأنسجة المنقولة للعقدة الفلقية لنباتات القطن، تبين⁵⁸ أن حامض الأبسيريك، ومثبط النمو الفوسفون، و ج أ كلها تعجل الانفصال. وإندول حامض الخليك يعوق الانفصال. وفي كل الأنسجة المنقولة، ومن بينها الكنترول، تحدث بعض الزيادة في عدد الخلايا في منطقة الانفصال التي تقع قبل الانفصال. وهذا يزيد بواسطة ج أ ويثبط بواسطة ح أ ب، ويحدث تكوين التيلوز في كل المعاملات، ويحفز باندول حامض الخليك. وهذه المعاملات أيضاً تؤثر على سلوك النصل. وفي الكنترول

تتمزق أجزاء الجدر البريكلينية، إما عبر الجدر الحديثة التكوين أو من خلال الخلية الحديثة التكوين، وتبعثر محتوياتها أيضاً. وباستعمال ح أ ب لا تتكون طبقة فصل محددة ويتم الفصل بواسطة انحلال التكون لتحطيم الخلايا؛ وباستعمال ح أ تتكون منطقة الفصل ويوجد انشطار في الصفيحة الوسطى.

إذا أضيف ح أ₃ إلى السطح البعيد المقطوع للساق، بدلاً من الاعناق المقطوعة للنسيج المنقول، فانفصال العنق يجعل كما يحفز أيضاً انفصال الساق⁵⁷. وفي الغالب لا يحدث الانفصال عادياً في الساق ولا تتكون منطقة انفصال. وفي السوق المعاملة بالجبرلين على منطقة الانفصال بواسطة نشاط طبقة الانفصال؛ الفصل يشابه ما يحدث في العنق. وفي بعض الأنواع، مثل نبات رعى الحمام *psoralea argophylla*، يحدث فصل الساق عادياً³⁷، مما ينتج عنه في هذه الحالة فصل كل الجزء الهوائي لنبات رعى الحمام بواسطة الرياح. وفي هذه الحالة تمتاز منطقة الانفصال داخل المرستيم البيني في سلمية واحدة أو أكثر قرب مستوى الأرض. وانقسام الخلية يسبق انفصال الساق (ولكن لا يسبق انفصال الورقة)، وتحول المركبات البكتينية في منطقة الصفيحة الوسطى إلى حالات ذائبة وفصل الخلية يأخذ مجراه. ويتضح أن هذه الآلية تحمل على الأقل التشابه السطحي إلى تلك المحفزة بواسطة ج أ في أنسجة القطن المنقولة، وعلى ضوء تأثيرات الجبرلين على المرستيم البيني (انظر فصل 3) يتزامن الفصل مع هذه المرستيمات في هذه الأنواع، والتنظيم الهرموني للسقوط في ساق رعى الحمام ربما يستحق البحث.

ولقد أوضحت دراسات كيمياء النسيج والتصوير الإشعاعي الذاتي لتوزيع RNA من خلايا الأنسجة المنقولة للفاصوليا عن وجود فروق قليلة في البداية بين الخلايا القريبة والبعيدة من منطقة تكوين الفصل⁵⁷⁵. وبعد أن يصل عمر النسيج المنقول 24 ساعة تحدث زيادة في RNA النواة والنوى في الخلايا القريبة مباشرة من منطقة الانفصال. هذا النمط من التمرکز يبرز بالمعاملة بغاز الإثيلين، الذي يحفز الانفصال، لمدة 4 أو 8 ساعات بعد فترة الشيخوخة. ويوجد أيضاً انخفاض في كمية البروتين في خلايا القشرة البعيدة من منطقة الانفصال، وزيادة في الخلايا القريبة من هذه المنطقة. والزيادة في RNA والبروتين بعد المعاملة بالإثيلين كثيرة التمرکز، ومقصورة على 2-6 طبقات من الخلايا. وبعد المعاملة بالإثيلين يتوقف انقسام الخلية وتتبعثر خلايا القشرة ثم تتحلل الجدر العرضية الحديثة التكوين. ومن الواضح أن المعاملة بالإثيلين تبعثر تنظيم التغيرات التشريحية في الأنسجة المنقولة وتعجل من سلسلة الحالات التي ينتج عنها فصل الخلية. والزيادة في RNA والنقص في البروتين في الخلايا ربما يكون عادياً قبل الانفصال. ولقد اقترح أن إضافة الإثيلين تصبح

مؤثراً فقط بعد أن ينخفض مستوى الإثيلين الداخلي في النسيج المنقول. ومن هذه النظرة، نجد أن التحكم في انقسام الخلية في الأنسجة المنقولة وسلسلة التغيرات في جذر الخلية تؤدي إلى الفصل الذي سوف يعتمد على مستوى الإثيلين في الأنسجة، ما إذا كان داخلياً أو مضافاً.

والتحكم في الانفصال عبارة عن حقل معقد وسريع التطور، وباستمرار لاقى قوة دافعة في بعض الأجزاء من العالم بسبب التخلص من الأوراق في الحروب. ودور تأثير كل من المواد الهرمونية المشتل على الانفصال لا زال يتطلب الترسيع. وعندما يتم التعرف على هذا، سوف نكون في وضع أحسن لتفسير التأثيرات التركيبية لكل مادة والعلاقات المتداخلة في التحولات الغذائية والتشريح في أوراق الشبخوخة.

الزهرة

(The Flower)

الزهرة، التي توجد منفردة أو كجزء من النورة، تتكون أثناء طور التكاثر للنمو. وتنمو من قمة الغصن الطرفية أو الجانبية وينتج عنها تكبر النشاط المرستيمي لذلك المرستيم الخارجي. وهكذا نجد أن قمة الزهرة، تشبه منشأ الورقة ولا تشبه قمة الغصن الخضرية، وتمتلك نمواً محدداً. وفي بعض الأنواع، بالطبع، ربما ينتهي نمو كل النبات عند الإزهار، إذا نقلت كل قمم الغصن الطرفية أو الإبطية إلى أزهار أو نورات. والنباتات التي تموت بعد الإزهار يطلق عليها أحادي الأثمار *mono carpic*: ويعتقد أن كل المرستيمات ربما تعطي الأزهار.

والنظرة الكلاسيكية للزهرة التي يمكن اعتبارها غصناً مضغوطاً، والتي فيها السبلات والبتللات والأسدية والكرابل (والأسدية والكرابل العقيمة موجودة) عبارة عن أعضاء جانبية متعاقبة. وفي سنة 1790، قدم عالم النبات الألماني Goethe فكرة نظريته عن التحول (أو المسخ) في النباتات إن كل الأعضاء الجانبية للغصن - الأوراق، والسبلات والبتللات والأسدية والكرابل - ببساطة ما هي إلا أشكالاً مختلفة من تمثل الأعضاء الجانبية، التي يطلق عليها ورقة¹⁶. هذه الفكرة تدل على أن كل الأعضاء قد تكوَّنت بواسطة قمة غصن واحدة. وفيما بعد جادل عالم النبات البلجيكي Grégoire²¹⁸ إن القمة الزهرية عبارة عن عضو فريد *suigeneris* (لا تصف مع الآخرين)، ولا تنشأ مباشرة من قمة الغصن الخضرية. ولقد رسخت دراسات philipson وغيره من الباحث الآخرين إنه عند الإزهار نجد أن قمة الغصن الخضرية، سواء كانت طرفية أو إبطية تمر بتغيرات فسيولوجية وتركيبية متعددة وتتحول مباشرة إلى قمة منتجة تنمو إما زهرة مفردة أو نورة. وهكذا نجد أن الإزهار

ما هو إلا مرحلة في التطور العرقي لقمة الغصن لكل النبات. إذا أعطت المنطقة المرستيمية المفردة، المرستيم القمي للغصن، أعضاء إبطية (أو جانبية) تتنوع مرفولوجياً ووظيفياً كفلقات وأوراق (خضرية أو حرشفية) وقنايات وسبلات وبتلات وأسدية وكرابل، ومن المعقول الاعتقاد أنه أثناء التطور العرقي يجب أن تمر بتغيرات عميقة نوعاً ما ومختلفة. ولقد اقترح Wardlaw⁵⁵⁷ أنه أثناء التطور يوجد استحضار متعاقب للجينات (أو المورثات) وتمرقمة الغصن خلال حالات فسيولوجية مختلفة، يعبر عنها بتكوين الأعضاء الجانبية المختلفة. وكل حالة من هذه الحالات ربما تعتمد على سابقتها، مكونة بما يعرف بتعاقب براني النشأة (أو سطحي التكون). ووجهة النظر المماثلة لـ Heslop-Harrison²⁴⁹، والذي اعتبر هو أيضاً أن كل طور من تطور الزهرة يمثل تعبير نسخة الجين المختلفة: أي، أثناء التطور العرقي لجينات الأزهار المختلفة تصبح منزوعة الكبح التعاقبي. ومرة أخرى ربما يكون هذا ظاهرة سطحي التكون، والتعبير لكل مجموعة من الجينات يعتمد على المجموعة السابقة.

وتأييداً لهذه الفكرة بأن القمة تمر خلال أطوار فسيولوجية مختلفة تأتي من المعاملات الجراحية الدقيقة للمرستيمات الزهرية. نصف Cusik¹²⁰ مرستيمات الزهرة الفتية للبرميولا *primula bulleyana* في المراحل المختلفة من النمو. وقد تكونت قمم زهرية جديدة من أنصاف القمم الأصلية، وإذا أجري الانشطار قبل وقت تكوين السبلات فتعطي هذه القمم أزهاراً كاملة. وإذا لم يعمل القطع إلا بعد الطور المتأخر من النمو، فنجد أن الأزهار الجديدة تنفقر إلى بعض الأعضاء عبر الحافة المجاورة للجرح. هذه النتائج تدعم وجهة النظر التي تقول إن قمة الزهرة تمر خلال حالات فسيولوجية متعاقبة تنظم تكوين كل نوع عضوي. ولقد تم التوصل إلى نتائج مشابهة باستعمال الأزهار المتكونة في الرجل *portulaca*⁴⁸⁶. وتشير أيضاً دراسات البراعم الزهرية الفتية للحوضية *Aquilegia* المزروعة في وسط مغذي معقم إلى إن كل مجموعة من الأعضاء الزهرية لها متطلبات خاصة للنمو.⁵⁰² و⁵⁰³ ولقد أوضح تحليل ملحق البروتين للأعضاء الزهرية والخضرية المختلفة للتبوليب بواسطة جل أكريل أميد لهجرة الجزيئات الاختلافات الكيميائية بين الأعضاء الجانبية المختلفة، وكذلك أيضاً بين القمم الخضرية إلى طور التكاثر بأنها ما هي إلا تغيرات كيميائية متعاقبة في القمة، وهي نفسها تمتلك متطلبات نمو مختلفة ومكونات كيميائية مختلفة - وكذلك أيضاً لها فروع تركيبية، سنشرحها فيما بعد.

والتغير من الطور الخضري إلى الطور الزهري من النمو، يأتي من تغير التطور العرقي العميق في النباتات بواسطة العوامل البيئية المختلفة، التي لا زالت لم تفهم

جيداً. وحيث إن قمة الانتاج هي انتقال القمة الخضرية، فتظهر التغيرات الأولى في منطقة القمة ولقد توجهت دراسات كثيرة لربط التغيرات التركيبية في القمة مع المعاملات الفسيولوجية المختلفة التي تحفز الإزهار. وحتى سنة 1790 - ربما قبل - كان معروفاً «أن طور الإزهار يمكن تحفيزه أو تأخير»¹⁶. وباستعمال التقنية الحديثة للأصباغ، وكيمياء النسيج والتصوير الإشعاعي الذاتي، يمكن تكشف التغيرات في مرستيم القمة في غضون 16 ساعة بعد المعاملة لتحفيز الإزهار.

والعوامل الأخرى التي تحفز الإزهار معروفة الآن. ولقد تناولتها كتب عديدة.¹⁷ وسنذكر هنا المقالات باختصار. كما نوقشت هذه المواضيع في كتاب آخر من هذه السلسلة⁴⁹⁷. يستجيب الكثير من النباتات إلى الدورة الضوئية أو (التأثت الضوئي) photoperiod، أي الأطوال النسبية للضوء والظلام في خلال فترة 24 ساعة. بعض النباتات (نباتات النهار القصير، ن ن ق) تزهر تحت النهار القصير، أي ليلة طويلة غير متقطعة، وتزهر نباتات أخرى (نباتات النهار الطويل ن ن ط) تحت النهار الطويل أي ليلة قصيرة، وهناك نباتات أخرى يطلق عليها نباتات معتدلة اليوم أو النهار ن ن م. وتتطلب بعض النباتات عدة أيام نهاراً طويلاً أو نهاراً قصيراً لكي تزهر، وكل دورة ضوئية مناسبة تعرف بالنهار. أو الليلة المحفزة. ويعتقد أن المعاملات بالدورة الضوئية تحفز تكوين الهرمون في الأوراق، الفلوجين أو هرمون الأزهار florigen، الذي ينتقل إلى القمة؛ ولكن هذا الهرمون لم يتم التعرف عليه إلى الآن. ودرجة الحرارة أيضاً ربما تكون هامة، وخاصة المعاملة بالفترة الباردة (الارتباع أو تعجيل الأزهار بالمعالجة Veranlization)، وفي بعض الأنواع القرصية يمكن أن يحفز هرمون حامض الجبرليك الإزهار. والاتحادات المختلفة من هذه العوامل ربما تكون مطلوبة.

ولكي تزهر، يجب أن تصل غالبية النباتات عمراً أو طوراً معيناً من النمو، حالة تعرف بـ «النضج للإزهار». وفي بعض الأنواع النباتية نجد أن مكان الغصن بالنسبة إلى الجاذبية مهم، وانحناء الغصن إلى الوضع الأفقي تقريباً يحفز الإزهار³³⁴. وهذا حقيقة بالنسبة إلى المحاصيل التجارية المختلفة، مثل التفاح والكرز،⁴²³،⁵⁶⁹ والآناساس⁵³⁵. وتحفيز الإزهار أيضاً بواسطة الأكسين، ربما كنتيجة لإنتاج الأثيلين، وأيضاً بواسطة الاستلين²⁰⁵. وتوجد كميات ضخمة من المنشورات عن فسيولوجيا الإزهار، وللملاءمة، يميل علماء الفسيولوجيا إلى دراسة بعض الأنواع، وأخص بالذكر تلك النباتات التي تتطلب التحفيز بليلة واحدة. وبعض الحالات التاريخية للنباتات التي درست قد نشرت حديثاً¹⁷¹.

أجريت الآن محاولات لبحث العوامل المحفزة للإزهار في القمم المعزولة أو الأنسجة الأخرى المحفوظة في المزرعة المعقمة. على سبيل المثال، يمكن أن يحفز الإزهار في القمم الخضرية المزروعة لنبات الحلفاء إذا كان طول الورقة 5.7 سم في النسيج المنقول. والتنبيهات الناتجة بواسطة الجذور النامية ضرورية للتفرع العادي للنورة⁴⁷⁸. وقطع السلمية من نورة الدخان، صنف «Winsconsin»³⁸ تكون كالاس في المزرعة، ويعطي الكالاس البراعم الزهرية. وبدون وجود السكر في وسط المزرعة يبقى المنشأ خضرياً³. وفي نبات النهار القصير للرصاصية، يمكن الحصول على إزهار من قطع السلمية للنباتات الخضرية الموضوعة في النهار الطويل، إذا حفظت القطع المزروعة في النهار القصير³⁷⁹ و³⁸⁰. فلا الجذور ولا الأوراق الممتدة ضرورية لتحفيز الإزهار. ولقد اتضح في تجارب نبات الشيكوريا أنه حتى البراعم المتكونة في قطع مزرعة الجذر يمكن تحفيزها لتنمو كنورات³⁹⁵. وتهدف مثل هذه التجارب إلى ترسيخ التحولات الغذائية والظروف الأخرى اللازمة لتحفيز وتطور المرستيمات الزهرية.

تنمو الأزهار أو النورات في الغالب من القمة الرئيسية للغصن أو من البراعم الجانبية، وهكذا تكون نموذجية في موقعها الإبطي أو القمي. وفي أنواع قليلة ربما تشغل الأزهار مراكز الورقة في التوزيع الورقي الحلزوني، أو الأمكنة الإضافية الأخرى على قمة الغصن.¹²² و¹²⁴ و⁴¹⁹ وفي مثل هذه الأنواع لا تبقى قمة الغصن الرئيسية خضرية فقط، ولكن المرستيمات الخضرية لا توضح الطور الخضرى الابتدائي؛ أي، ينمو المرستيم مباشرة إلى زهرة وفي بعض الأنواع الخشبية، مثل الكاكاو *Theobroma cacao*، تولد الأزهار على الساق الخشبية السميكة نفسها؛ وتعرف هذه الظاهرة بمزهر الساق أو الزهرة الساقية *Cauliflory*. وفي بعض الحالات مثل الأزهار التي تنشأ من البراعم الإبطية تحاط بأنسجة الساق الإبطية أثناء النمو الثانوي.

والتكون التشكلي الكلاسيكي يقسم النورات إلى أنواع عديدة - العنقودية والمحدودة والخيمية والهامة، الخ. وهذه التركيبات المختلفة ربما تكون غير متميزة كما تظهر؛ وفروقها ربما ترجع إلى اختلافات النمو. وكما أشار Philipson، إلى إن الفرق بين النورات المحدودة والعنقودية هي إحدى الدرجات، ويعتمد على الكميات النسبية لنمو البراعم الطرفية والإبطية. وحتى تحليل النورات العالية التعقيد لبعض النخيل توضح في بعض الأحيان إعادة أنظمة التفرع البسيط⁵¹²

سواء كانت الزهرة تحت متاعية (أم مرتفعة المبيض) *hypogynous* (مبيض

علوي، أي الأجزاء الزهرية تحت المبيض)، أم فوق متاعي epigynous (الأجزاء الزهرية فوق المبيض)، أم محيطية perigynous (تحيط الأجزاء الزهرية بالمبيض) ربما أيضاً تكون نتيجة تمايز نمو التخت والأعضاء الزهرية أثناء النمو. وزيادة على ذلك، أزهار كل نوع، ولكن من الأنواع المختلفة، ما لا تتكون دائماً بنفس الطريقة. وهكذا لقد أشار Kaplan³⁰⁰ إلى إن الأزهار فوق المتاعية للعائلة الشوكية (أو الصببر) تكوين كأس الزهرة، الناتج من الأجزاء الزهرية الأخرى التي تقع فوق المبيض، يأخذ مجراه فقط بعد تكوين الأعضاء الزهرية؛ بينما في الأزهار الفوقية المتاع للعائلة الناقوسية نجد أن النمو العمودي لمحيط المرستيم الزهري يتجاوز ذلك عند المركز في الطور المبكر للنمو، وقت تكوين السبلات. والفروق بين أنواع المبيض السفلي تعكس الفرق في الزمن الذي يأخذه البرعم الزهري ليصبح مقعراً أثناء توالد الأعضاء. وفي الأزهار المحيطية لعائلة الرجلة يحدث النمو في الخط العمودي للمحور، وينتج عنه تكوين تركيب يشبه الكأس وتتصل الكرايل بالقاعدة. وهكذا ينمو المحيط مختلفاً عن النوع العادي الموجود في عائلة الورد.

والأزهار أيضاً ربما تكون متناسقة الاقطار (عديدة التناظر actionomorphic)، مثل الحوذان، أو ثنائية التماثل (وحيدة التناظر Zygomorphic)، مثل البازلاء الحلوة Lathyrus. وحيثما يكون خط التماثل للأزهار الوحيدة التناظر قطعياً بالنسبة للمحور الرئيسي للغصن، فمن السهل تخيل التماثل الفسيولوجي الناتج عن وجود قنابة على جانب واحد مقابل الزهرة، والقمة الرئيسية أو المحور من ناحية أخرى؛ ولكن تماثل خط التماس أقل سهولة في التفسير.

ويقال عن الأزهار في بعض الأحيان أنها كاملة، إذا كانت تحتوي على كل من الأسدية والكرايل، أو غير كاملة، إذا كانت تفتقر إلى أحد هذه الأعضاء. والأزهار الوحيدة الجنس التي تمتلك الأسدية ولكنها لا تحتوي على كرايل تسمى ذوات أسدية، أما تلك التي تحتوي على كرايل ولكنها لا تحتوي على أسدية تسمى ذوات كرايل أو ذوات مدقات.

استطالة عنق الزهرة (Elongation of flower stalk)

وبعد تحديد المرستيم الزهري، يجب أن ترتفع الزهرة أو النورة إلى أعلى لكي يحدث التلقيح. وهذا واضح خاصة في الكثير من النباتات المائية المغمورة الأغصان. على سبيل المثال، يمكن أن تستطيل حاملة نورة زنابق الماء إلى طول يصل إلى عدة أقدام. والمرستيم البيئي الذي يؤثر على النمو المذهل (أو الاستثنائي) موضع في شكل 10-3.

وجد Söding⁴⁸⁴ تقلص عنق الزهرة لعدة أنواع عندما تزال الزهرة أو النورة، ويمكن زيادة نمو العنق مرة ثانية بوضع الزهرة المقطوعة في مكانها مع وضع الجيلاتين بين الزهرة والسطح المقطوع. وحديثاً جداً، بحث Sachs⁴³⁶ التحكم في النمو البيئي في عنق الزهرة الخالي من الأوراق لنبات الجريادة Gerbara. وأوضح في هذا النوع أن الاستطالة ناتجة عن نشاط المرستيم البيئي الموجود تحت التخت. واستطالة الخلية وانقسامها كلاهما يساهمان في نمو السويقة (أو عنق الزهرة الخالي من الأوراق)، ولكن هذه الأنواع من النمو مفصولة بوضوح. ولقد لاحظ Sachs أن نمو السويقة يتوقف إذا قطع رأسها، أي، إذا أزيلت النورة الفتية. وبإزالة الزهرة فقط، أوضح أن التخت والقنابات يساهمان في نمو المرستيم البيئي بالتأثير على انقسام الخلية، حيث إن هذا لم ينخفض بسرعة كما في السويقة المقطوعة الرأس. وإضافة الجبرلين وإندول حامض الخليك يحثان نمو السويقة المقطوعة الرأس، ولكن عندما يوضعان معاً لا يستمر النشاط المرستيمي بنفس مستوى السويقة المتصلة. والتحكم العادي في استطالة السويقة المقطوعة الرأس بواسطة النورة ربما يشتمل على تركيب وانتقال مادتين على الأقل. وتعاقب مواد النمو ربما يكون مطلوباً من الأطوار المتتالية من نضج الخلية. ولقد راجع sachs⁴³⁶ الدراسات الأخرى على نمو أعناق الزهرة.

الانتقال إلى الإزهار (Transition to Flowering)

لقد تركزت الكثير من الدراسات على المراحل الأولى. وعلى الخصوص، اهتم علماء التشريح حديثاً بالتغيرات المبكرة التي تحدث في القمة كنتيجة لمعاملات الحت (أو المغرية)؛ وفي هذه المراحل يقال عن القمة إنها تمر بالانتقال إلى الإزهار. والوصف الضروري للدراسات التشريحية يكون قاعدة الدراسات الحديثة التي تحاول بحث التغيرات التركيبية والكيميائية على المستوى الخلوي، بواسطة تقنيات كيمياء النسيج والتصوير الإشعاعي الذاتي والمجهر الإلكتروني. والدراسات المفيدة والدقيقة لمعاملات الحت أعطت إن القمم قتلت وثبتت في وقت معين في بداية فترة الحت وبعدها. والأنواع النباتية التي تكون بعضاً من المجاميع النباتية قبل الإزهار، أما الأخرى فإنها فتحت على الإزهار بواسطة التأقت الضوئي أو المعاملة بالاستيلين، كلها استعملت في هذه الدراسة.

التغيرات التشريحية (Anatomical changes)

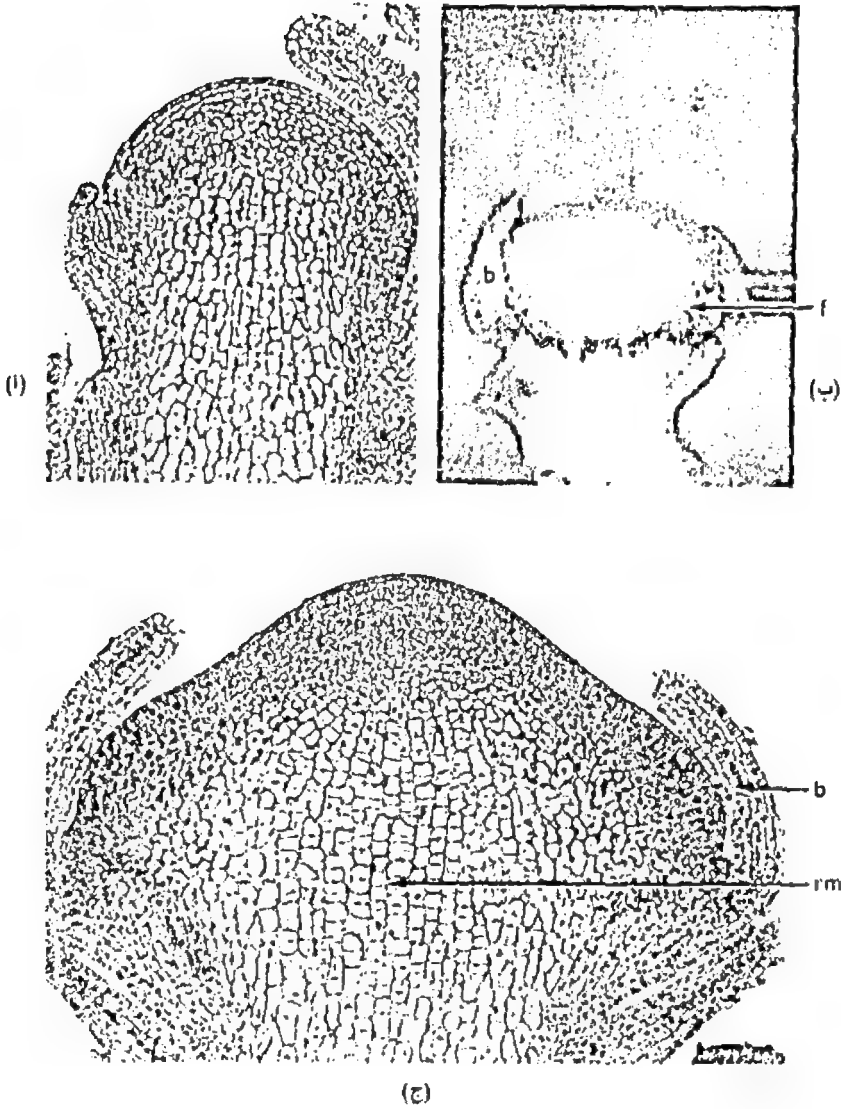
في الغالب يسبق الإزهار استطالة السلمييات، وإحدى العلامات الأولى للانتقال إلى

الإزهار هو النمو المبكر لنمو البراعم الإبطية. وفي نبات العفينة لذوات الفلقتين القصير النهار، لوحظ نمو سريع للبراعم الإبطية بعد 4 أيام قصيرة اليوم²⁰⁹. وفي عشب *Lolium Temulentum*، الذي يمكن تحفيره على التزهير بيوم واحد طويل النهار، ومراكز البرعم الإبطي تتحد بنشاط بنزائر الأحماض النووية وهذا النشاط لمراكز البرعم هو إحدى التغيرات المبكرة الناتجة من حث الإزهار³¹⁴.

وعند الانتقال إلى الإزهار، تتغير القمة كثيراً في الشكل عادةً وأحياناً في الحجم. وتحدث هذه التغيرات في كل من تكوين الزهرة المفردة والنورات (الاشكال 1-6 و 3-6). ويزداد نشاط المرستيم الضلعي⁵⁰⁰. وفي الغالب تصبح القمة أكثر طولاً ومخرطة، مثل *Liriodendron*. وفي نبات البردي ربما يتوسع في الخططين العمودي والافقي⁴⁷⁶. وفي الاقحوان تزداد القمة في المساحة حوالي 400 مرة في غضون ساعات قليلة، أثناء تكوين الهامة، التغير الحقيقي المدهش⁴⁵⁹.

وربط التغير في الشكل مع السابق هو النهوض في دلالة الانقسام في القمة. ومؤشر الانقسام هو نسبة الحامض النووي المشغول في الانقسام وقت التثبيت. على سبيل المثال، في كور العبيد، أحد الأنواع النباتية المستعملة في الدراسات التقليدية لحث الإزهار، شوهدت زيادة مغرية في مؤشر الانقسام خلال 24 ساعة، وفي إحدى المناسبات خلال 16 ساعة، بعد بداية معاملة الحث⁵⁰⁷. وفي الفربيتس *phorbitis*، نوع آخر من النباتات المعروفة جيد في دراسة الإزهار⁵⁰⁷؛ لوحظت زيادة نشاط الانقسام بعيداً عن المرستيم الضلعي وتحت المنطقة المركزية كما شوهدت أيضاً التغيرات الأولى في قمم العديد من الأنواع النباتية الأخرى لنباتات النهار القصير والنهار الطويل، بعد الحث⁵⁷⁹. وتشتمل تغيرات المستوى الخلوي على التغير في كمية توزيع الشبكة الإندوبلازمية، التي شوهدت أولاً في العفينة 3 ساعات قبل أول ليلة طويلة وبعدها. كما توجد أيضاً زيادة في عدد الديكتيوسومات لكل خلية، وربما إنزيم حامض الفوسفاتيز. فهذه التغيرات ربما تكون ناتجة عن معاملة الحث نفسها، أو نتيجة زيادة معدل الانقسام الفتيلي الذي يلي الحث²⁰⁷.

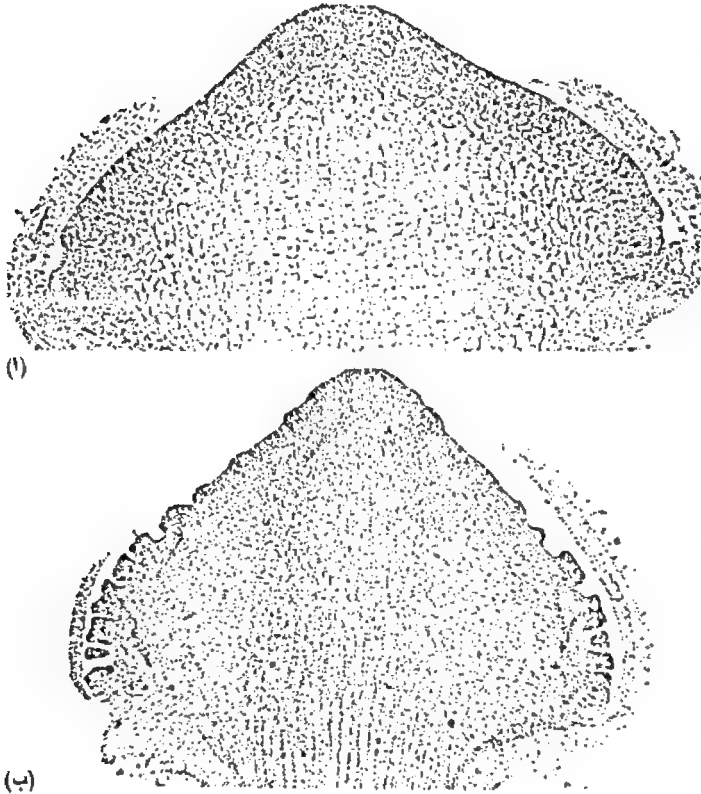
وأثناء الانتقال إلى الإزهار ربما يتحور تنظيم الجسد - كسواء القمة الخضرية (انظر فصل 3)، وكذلك يعمل تمنطق النسيج الخلوي، إذا تميز. وتختلف التغيرات إلى حد ما من نوع إلى آخر، ولكنها متشابهة تقريباً سواء كانت النورة زهرة فردية أم مركبة. وتدرجياً تصبح الخلايا الموجودة في القلب المركزي عالية التحوصل، على النقيض من الخلايا الصغيرة الطبقات الكثيفة الصبغة التي تكون الغطاء الخارجي أو العباءة. وهذا التركيب يصبح قلب العباءة *manite-core* وهو نوع من التنظيم. ويأتي مصطلح العباءة من الفرنسية *manchon meristématique*، الاصطلاح الذي



(شكل 1-6) نمو نورة الادريين (ا) قطاع عرضي لقمة الانتقال المبكرة جداً، والتي تشبه القبة وتحتوي على طبقتين من الكساء. $100 \times$. (ب) منظر جانبي للقمة الحية التي كونت قلافة الغنابات (b)، البيض منها ازيلت، والعديد من صفوف الأزهار الصغيرة (f). $30 \times$. (ج) قطاع عرضي لقمة النورة الفتية، الذي أصبح عريضاً (قارن ا) . القنابات (b) تكونت وإن منشأ الزهرة الصغيرة الأولى قد تكون! المرستيم الضلعي (rm) واضح. $100 \times$.

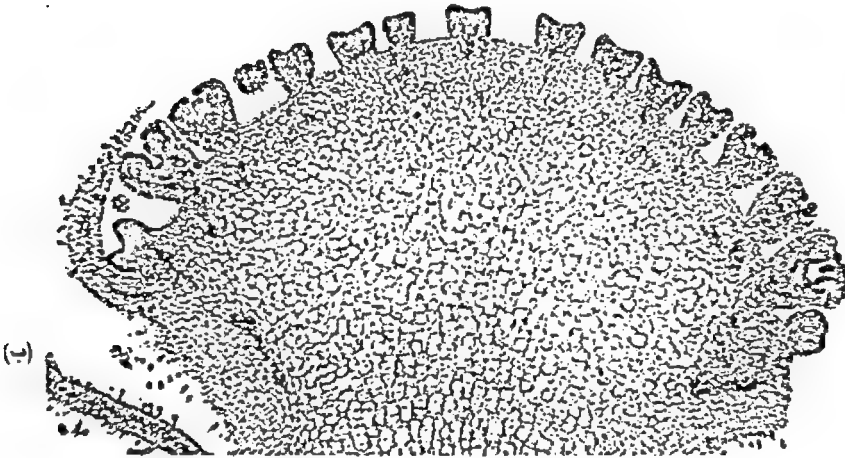
استعمله Gregoire. وفي هامة زهرة الربيع الشائعة، يقال إن العبء تكونت بواسطة تمدد المرستيم المحيطي فوق سطح القمة⁴⁰⁰.

وكمثال للنورة ربما تأخذ الهامة من الأديرون الشائع. وقبل بداية الإزهار وفي بداية الانتقال، نجد أن القمة عبارة عن قبة تحتوي على طبقتين من الكساء (شكل 1-6). وتنمو القمة بعد ذلك عمودياً وأفقيّاً ثم تكون مخروطاً عريضاً - القاعدة (شكل 1-6 ح)؛ والمرستيم الضلعي النشط مميّز بوضوح. ومنشأ القنابات قد تكون، ولكن غالبية القمة السطحية لا زالت عارية. والقمة لا تبقى هي المنظم للقمة الخضرية، ولكن ليس بها تركيب قلب - العبء الواضح. وبعد النمو اللاحق يزداد الحجم النسبي للقلب المركزي للبرنشيمة، ويتكون منشأ الزهرة الصغيرة في محيط قمة النورة (شكل 2-6). والمنظر الخارجي للقمة في طور مشابه موضح في شكل

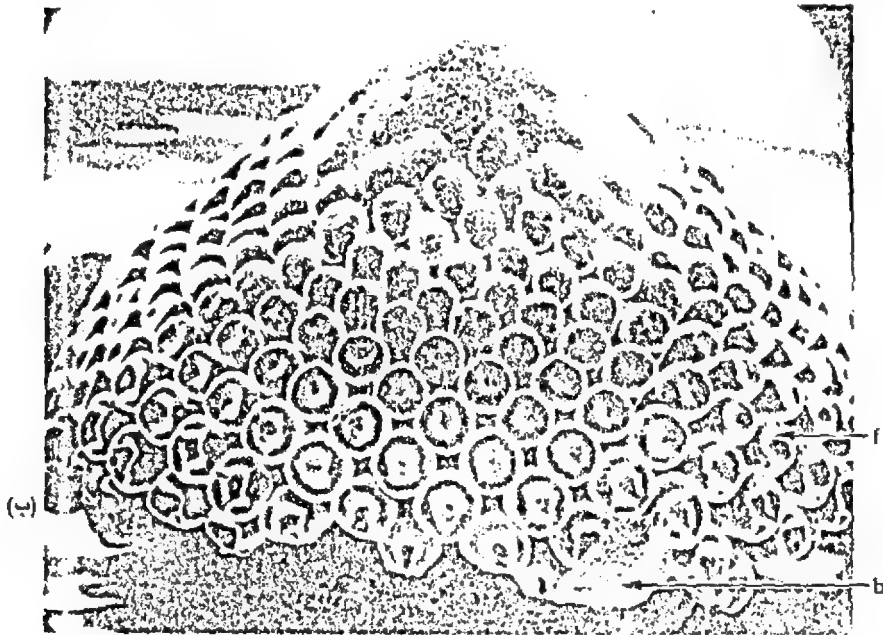
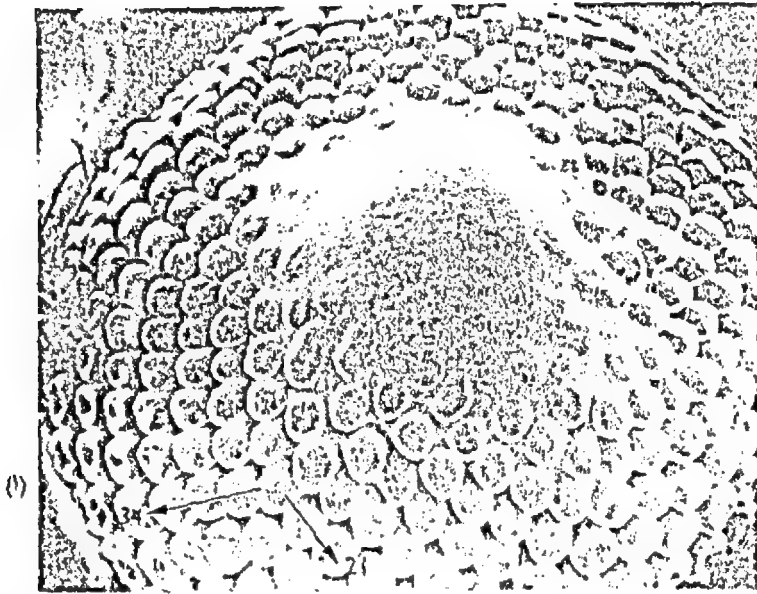


(شكل 2-6) قمم نورة الأديرون. (أ) القمة الآن لا زالت اعرض من شكل 1-6 ح، ويكون منشأ زهورات عديدة عند المحيط $75 \times$. (ب) منشأ الزهورات قد تكون فوق سطح القمة. قارن مع شكل 3-6 أ. $38 \times$.

3-6 ا. ويتكون منشأ الزهرة الصغيرة تدريجياً في تعاقب قمي (الشكلان 2-6 و 4-6)، حتى يتكون كل السطح للمرستيم (شكل 3-6 ب). وأثناء هذه المدة تستمر القمة في التوسع (لاحظ تكبير الاشكال) وفي شكل 4-6 يتضح تجهيز المسح



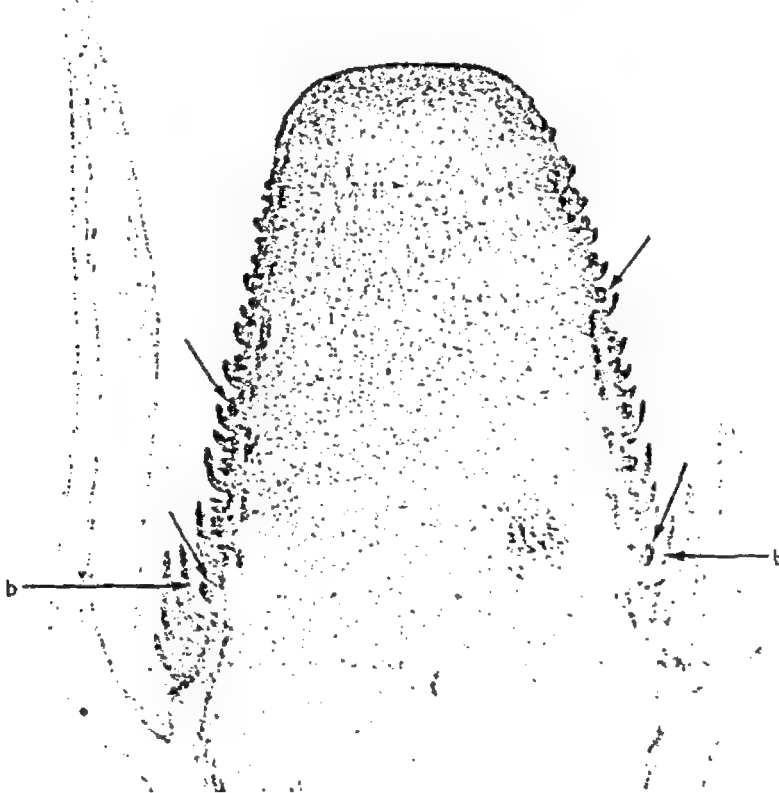
(شكل 3-6) قمم نورة الأديريون. (ا) منظر جانبي للقمة التي كونت قنابات (ب) منشأ الزهيرات المنتظمة حلزونيأ (ا) في الغالب إلى الذروة. قارن شكل 2-6 ب. 60 ى. (ب) قطاع عرضي لقمة النورة التي كونت منشأ الزهيرات فوق كل المساحة. 50 x



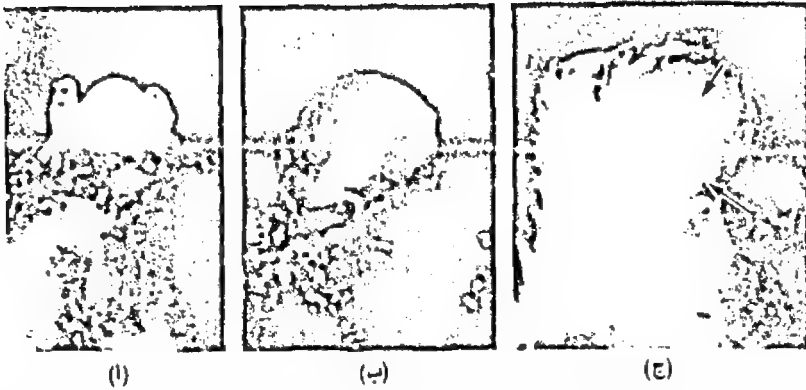
(شكل 4-6) قمة نورة الادريون كما ترى تحت المجهر الالكتروني. (ا) وبالنظر إلى أسفل بزاوية على سطح القمة؛ يمكن رؤية مكونات الخلايا. الالتفافات المتصلة، 21 في أحد الاتجاهات و 34 في الاتجاه الآخر. تترتب الزهيرات بانتظام في ترتيب حلزوني على التخت. (ب) منظر جانبي. (b) قناة؛ (f) زهرة صغيرة. 50 x.
(photographs by DR. R.H. Falk)

الالكتروني لقمة النورة نفسها في المنظر الجانبي وتظهر كما ترى من فوق؛ وفي parastichies المتصلة (انظر فصل 3 ص 46) التي يتمدد فيها منشأ الأزهار الصغيرة ترى بوضوح، 21 في أحد الاتجاهات و 34 في الاتجاه الآخر. ونظام التوزيع الحلزوني هو (21 + 34) على القمة. وكما في المركبة الأخرى⁴⁰¹ و⁴⁰³ القنابات لا تقابل الأزهار الصغيرة، والأزهار الصغيرة الموجودة على سطح القمة لا تتزامن مع القنابات. وفي الهامة المستطيلة للدسائية (الدسائيات) نجد أن القنابات لا تقابل الأزهار (شكل 5-6).

وإحدى النباتات التي درس فيها حت الإزهار باستفاضة هي كور العبيد، وكور العبيد أحادي المسكن؛ والنورة الطرفية مذكرة، بينما تلك النورات التي تتكون من البراعم الإبطية هي مؤنثة⁴⁴⁴. ومراحل نمو النورة من القمة الخضرية، كما ترى في القمم المشرحة، موضحة في شكل 6-6. إلا أن القمة المنتجة لا تزيد في الحجم، ولا



(شكل 5-6) قطاع عرضي لقمة النورة لنبات *Dipsacus*، وقنابات تقع قبالة منشأ الزهيرات (معلم بالانهم). 28 x.



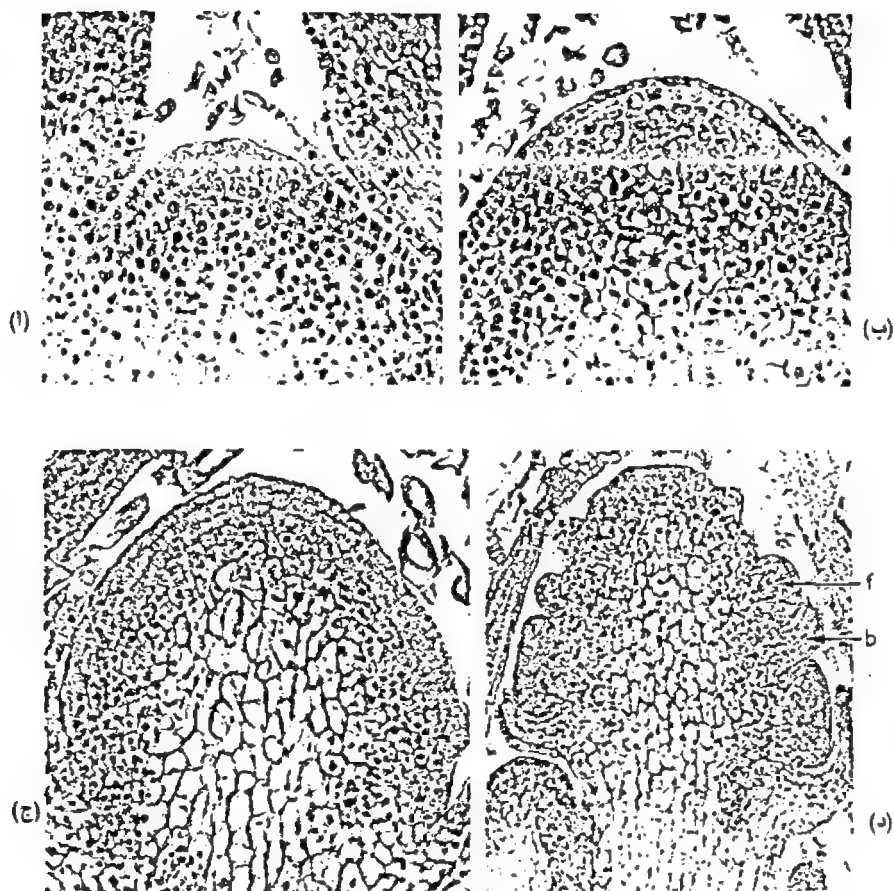
(شكل 6-6) منظر جانبي للقمم النامية لكور العبيد. (ا) قمة الانتقال. قارن شكل 7-6 ب. (ب) تكون القمة منشأ الزهرة الصغيرة الأول، أزيلت القنابات. قارن شكل 7-6 ح. (ح) تحتوي القمة على صفوف عديدة من منشأ الزهيرات (على سبيل المثال، تمر عمودياً بين الأسهم). أزيلت معظم القنابات. x كلها x 45.

تصبح مخروطية مثل الأذريون. وتحتوي القمة الخضرية كلور العبيد على طبقة واحدة للكساء. والطبقة الخارجية للجسد متميزة، وتتكون من خلايا كبيرة نوعاً ما (شكل 7-6 ا). وتوجد منطقة محيطية من الخلايا الصغيرة، ومرستيم ضلعي واضح²⁰⁴، وقمم النباتات التي أعطيت تحفيز ليلة واحدة تظهر تغيراً في الشكل يومين بعد نهاية ليلة طويلة. وتحدث الانقسامات النشطة في الخلايا الموجودة بين المنطقة المركزية والمرستيم الضلعي، وزيادة الحامض النووي (RNA) أيضاً واضحة (شكل 7-6 ا وب). وسبعة أيام بعد الحت يترسخ منطلق قلب العبء²⁰⁴. ويتكون منشأ الأزهار الصغيرة 10 أيام بعد الحت (شكل 7-6 ح). وإذا أعطيت النباتات أكثر من دورة ضوئية واحدة، تحدث تغيرات مرفولوجية بسرعة؛ على سبيل المثال، 8 أيام بعد فترتين من الحت بالدورة الضوئية تكون القمم منشأ الزهرة مقابلة القنابات (شكل 7-6 د). وشكل 7-6 ا يمكن مقارنته مع المنظر الخارجي في شكل 6-6.

وتحدث تغيرات مشابهة إلى حد ما أثناء نمو الزهرة الواحدة. وفي القمة الزهرية لنبات *Nuphar lutea*، على سبيل المثال، يترسخ تدريجياً نوع من تنظيم قلب العبء، وتعطى القمة الأعضاء الزهرية المتعاقبة بدلاً من القنابات والأزهار الصغيرة (شكل 8-6).

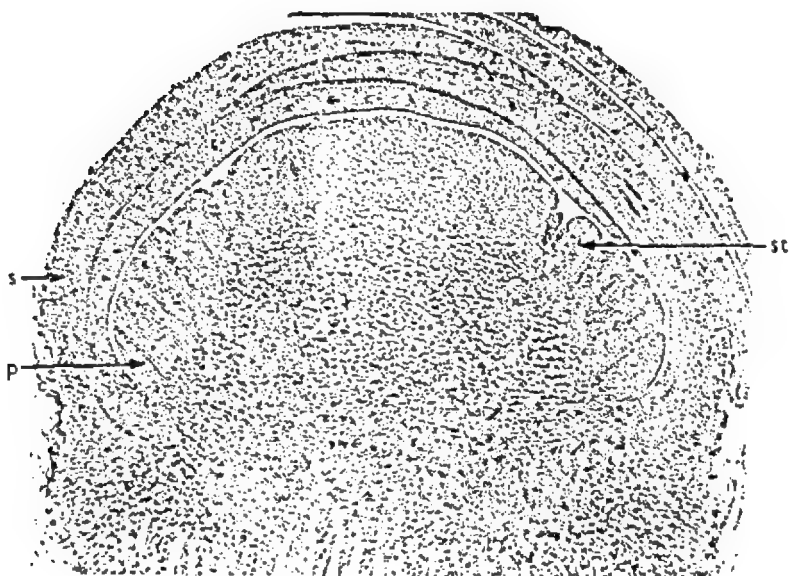
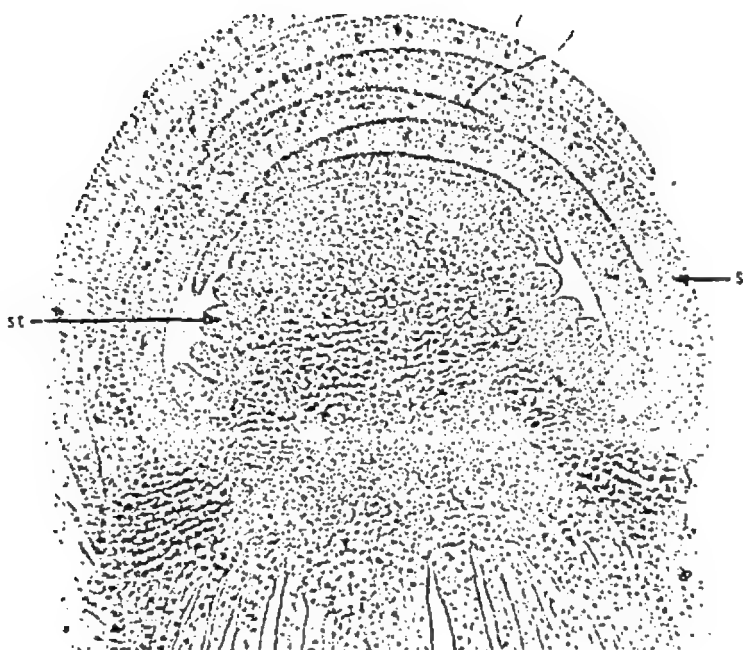
ونورة الأعشاب النجيلية المعقدة نوعاً ما موضحة في شكل 9-6، ويمكن مقارنتها بالأطوار الخضرية في شكل 4-5، وشكل 9-6 ا يوضح الطور المبكر لنمو النورة، التي فيها يمكن رؤية السلاسل المزدوجة. وفيما بعد ينمو منشأ السنبلات الفردية (شكل

9-6 ب)، وفيما بعد ينمو منشأ العصفات وقنابات زهرة الأعشاب النجيلية على السنابل (شكل 9-6 ح). واثناء هذه العملية تحدث زيادة كبيرة في الحجم.

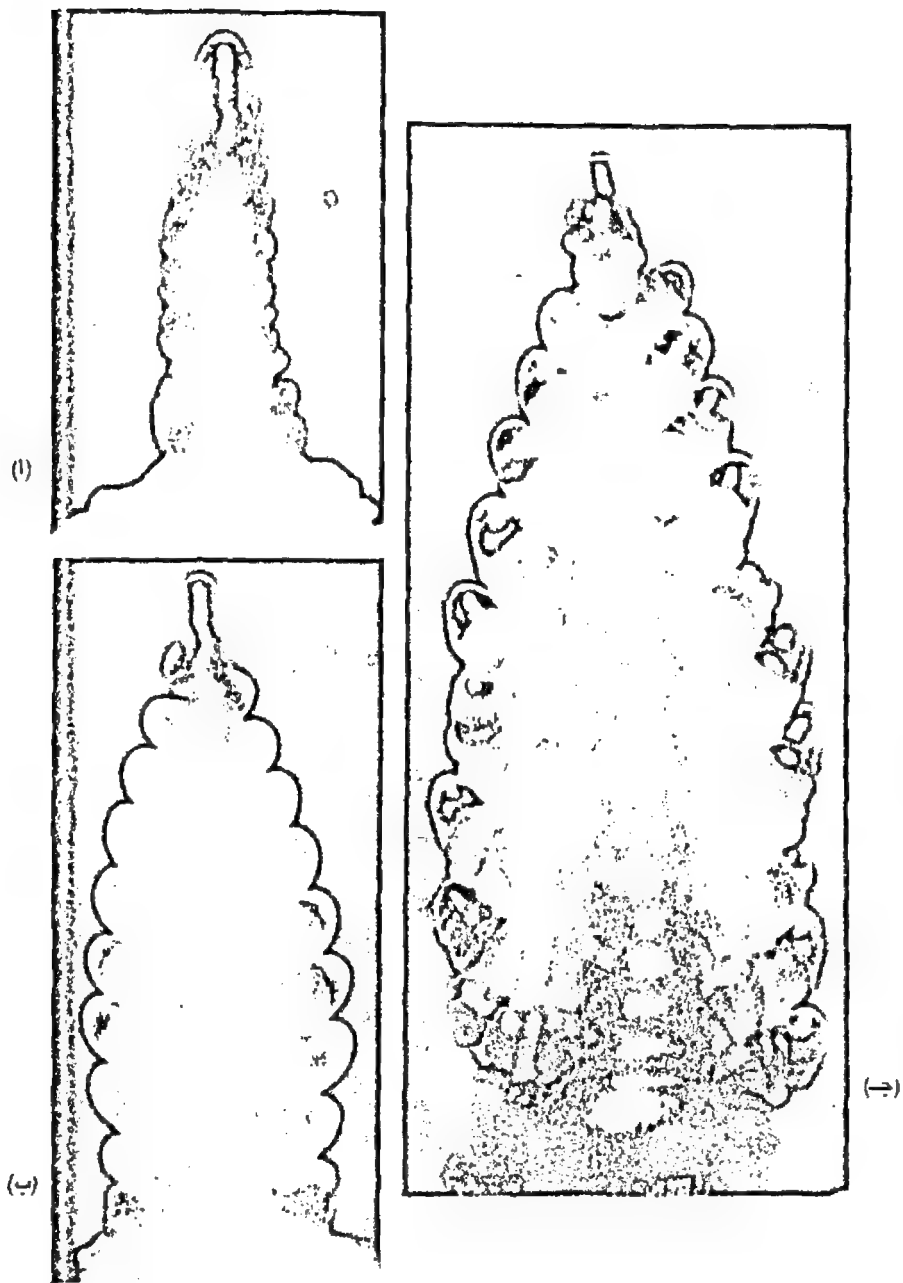


(شكل 7-6) قطاع طولي في القمم النامية لكور العبيد. (ا) قبل بداية تحفيز الزهورات المصبوغة بالبيرونين Pyronin. $230 \times$. (ب) يومان بعد ليلة طويلة من التحفيز، يصطبغ بالبيرونين. تشير الصيغة الفامقة إلى زيادة في كمية RNA. $230 \times$. (ج) 10 أيام بعد فترة ضوئية واحدة من التحفيز. ازدادت القمة كثيراً في الطول. $160 \times$. (د) 8 أيام بعد فترتين ضوئيتين من التحفيز. منشأ الزهورات (f) موجود في محور القنابات. $120 \times$. (b)

(From Gifford, ²⁰⁴ Figs. 11 and 13 p. 132, and Wetmore, Gifford and Green, ⁵⁷⁹ Figs. 10 and 14, p.264, AAAS pub. No.55; copyright 1959 by American Association for Advancement of Science).



(شكل 8-6) قطاع طولي في الأزهار النامية لزيتيق الماء الأصفر. (أ) السبلات (s). السبلات وبعض الأسدية (st) أزيل المنشأ. 50 x. (ب) سبلة (s)، بتلة (p) وسداة (st) أزيل المنشأ: المرسيم الزهري يبدأ في تكوين منشأ الكريلة. 35 x.



(شكل 6-9) قمم نورة القمح. (أ) مرحلة الحافة - المزدوجة (ب) نمو منشأ السنبل. (ج) منشأ العنفة والغلاف موجود على منشأ السنبل. القلم لا زال محكم الضغط. قارن شكل 4.5 x 50.
(by courtesy of DR. B. C. Shaiman).

وجهة النظر التي تقول بأن المنطقة المركزية، غير النشطة، مرستيم الانتظار، موجودة في القمم الخضرية، وتصبح نشطة عند وقت الإزهار، نوقشت في فصل 3.

هذه الفكرة موضوعة ليس فقط على توزيع الانقسام الفتيلي داخل المنطقة القمية، ولكن أيضاً على الصفات (أو الخصائص) السيتولوجية للخلايا، على سبيل المثال، في بداية تزهير الترمس فإن الخلايا الموجودة في الكساء وعلى ذروة الجسد تصبح مرستيمية المظهر، وتحتوي على حويصلات صغيرة عديدة وأجسام سياحية⁷⁴. وفي قمة نبات النجمية *Aster semarsis*، التي أجريت عليها دراسات عرقية من الجنين إلى وقت التزهير، ترسخت الفروق السيتولوجية بعد تكوين منشأ الورقة الثالثة. وفي هذا الوقت تحتوي خلايا القمة (أو الذروة) للكساء والجسد مع حويصلات كبيرة، وأنوية صغيرة وأجسام نسيجية مختلفة قليلاً عن الخلايا الموجودة في الجانب مكونة منشأ *anneau Initial*، وفي قمة النورة، تكون الخلايا أكثر انتظاماً، وبها أنوية كبيرة ونويات وبلاستيدات صغيرة ومتعددة³²².

والكثير من دراسات توزيع الانقسام في القمة، ستناقش فيما بعد، ونزعت من نظرية تنظيم القمة، التي روجعت بالتفصيل في مكان ما^{125, 203, 385}.

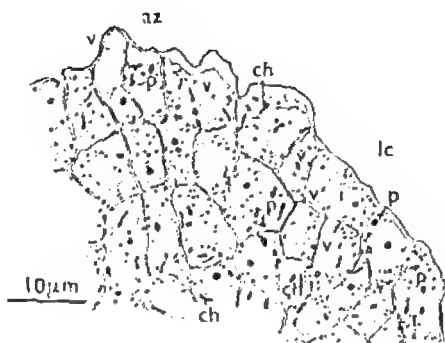
القمة المتوسطة

(Intermediate apex)

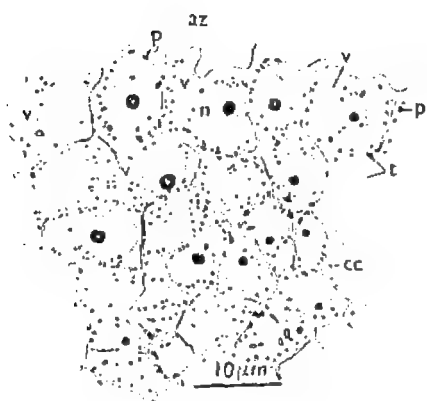
وكما سبق ذكره في فصل 3، تعتبر القمة وسطية بين القمة الخضرية والمنتجة وقد لوحظ ذلك حديثاً في العديد من الأنواع النباتية. وتحدث هذه الحالة في النباتات التي ذكرت لفترات طويلة في الظروف غير المحتة - وتحت هذه الظروف يتميز التمنطق بالقمة الخضرية وربما تختفي، أو ربما يبدأ نشاط المنطقة المركزية أو مرستيم الانتظار³⁹. وفي قمم نباتات النهار القصير سالف العروس (أو القطيفة) الذي يحفظ 60 يوماً تحت 16 ساعة دورة ضوئية خلايا المحور المركزي صغيرة ومرستيمية، وتحتوي على حويصلات صغيرة جداً وعضيات كثيرة. والأنوية متوسطة الحجم بين تلك الموجودة في القمة الخضرية والقمة المنتجة للنباتات الموضوعة في النهار القصير³⁸⁸. وهكذا نجد أن مثل تلك القمم تمتلك صفات المرستيمات الخضرية - خلايا متحوصلة، و RNA قليل في سيتوبلازم خلايا الكساء، وحجم نووي صغير في خلايا الجسد واستمرار في إنتاج الأوراق الخضرية - وبعض الصور من القمم المنتجة - ونشاط كبير والكثير من RNA في خلايا المحور المركزي، وزيادة في حجم خلايا الكساء (قارن شكل 10-6، 1 - د). وفي سالف العروس يحدث حتى تحت



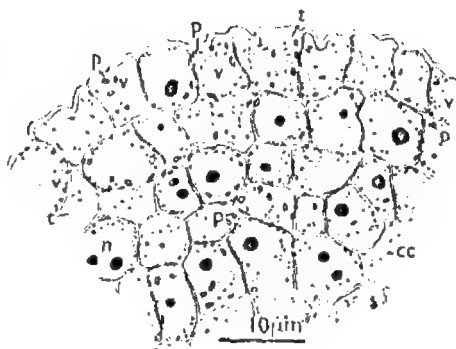
(ا)



(ب)



(ج)



(د)

(شكل 6-10) تفاصيل السيتولوجية لقمم القطيفة. (ا) و(ب) من نباتات تنمو في 8 ساعات دورة ضوئية. (ا) قمة الانتقال. كل الخلايا تظهر مرستيمية، بها حويصلات صغيرة (v). (ج) تتحول القمة إلى تكاثرية. الحويصلات (v) توسعت، وتقلصت الأنوية (السوداء) في الحجم. (ج) و (د) من نباتات تنمو في 16 ساعة دورة ضوئية، والتي كونت 16 ورقة. (ج) قمة وسطية. خلايا مرستيم الكشح وخلايا المحور المركزي تحتوي على حويصلات صغيرة (v): خلايا الكشاء (t) تحتوي على حويصلات كبيرة، وكذلك أيضاً نويات كبيرة (تظهر سوداء: الأنوية (n) محددة). (د) قمة التكاثر. وتوجد خلايا الكشاء المتحوصة والبلاستيدات (p): وتظهر الخلايا المركزية مرستيمية. az، منطقة المحور: cc، خلايا مركزية: ch، الكوندريوكونت (chondiocont) (عضيات أخرى تصطبغ بواسطة التقنية المستعملة): lc، خلايا جانبية: n، نواة

(After Nougarede, Gifford and Rondet, ³⁸⁸ Figs. 18, 19, 20 and 21, pp.288 and 289).

ظروف النهار الطويل، ولكن ليس في كل الأنواع. لأن هذه النباتات تمثل حلاً وسطياً بين القمم الخضرية والمنتجة لبعض الأنواع النباتية، وتحولت إلى «وسطية». ولو أن ذلك ما هو إلا لفظي تقريباً، ويمكن التساؤل عما إذا كان الاصطلاح الملائم، والقياس الأساسي للقمم الخضرية هو إنتاج منشأ الورقة، ومن الواضح إن هذا يستمر بدون تغيير في الأنواع الوسطية. والتعرف على مثل هذا التطور في التطور العرقي للقمم، مهما يطلق عليه، فهو يعتبر هاماً. وفي بعض الأنواع، تتطلب نباتات هذا التطور حساسية كثيرة إلى ظروف الحث، وهذا في الحقيقة ربما يكون قريباً من الإزهار؛ وفي بعض الأنواع، ربما تزهق القمم الوسطية بعد البراعم الإبطية³⁹. وفي القنب يمكن اعتبار التطور الوسطي على أنه انتقال بطيء جداً إلى الإزهار، والذي لا ينتهي في بعض البنيات الوراثية تحت ظروف غير - محفزة²⁵⁴. ولقد اقترح Bernier أن أغلب مميزات المرحلة الوسطية، يفضل اعتبارها «كمرحلة انتظار» بدلاً من التجهيز إلى الإزهار، وهذا ربما يرجع إلى زيادة الجبرلين في أنسجة القمم. وهذا الاقتراح بدون شك يتفرع من ملاحظات أن بعض القمم المعاملة بالجبرلين تحفز النمو فقط في المنطقة المركزية للقمم. حيث إن القمم تتغير مع الزمن حتى في الظروف غير - المحفزة، ومن المهم ملاحظته، وكما أشار Nougard³⁸⁵ بقوة، إلى إن الانتقال إلى التزهير يمكن أن يحدث بطرق مختلفة طبقاً للظروف البيئية المعرضة إليها النباتات.

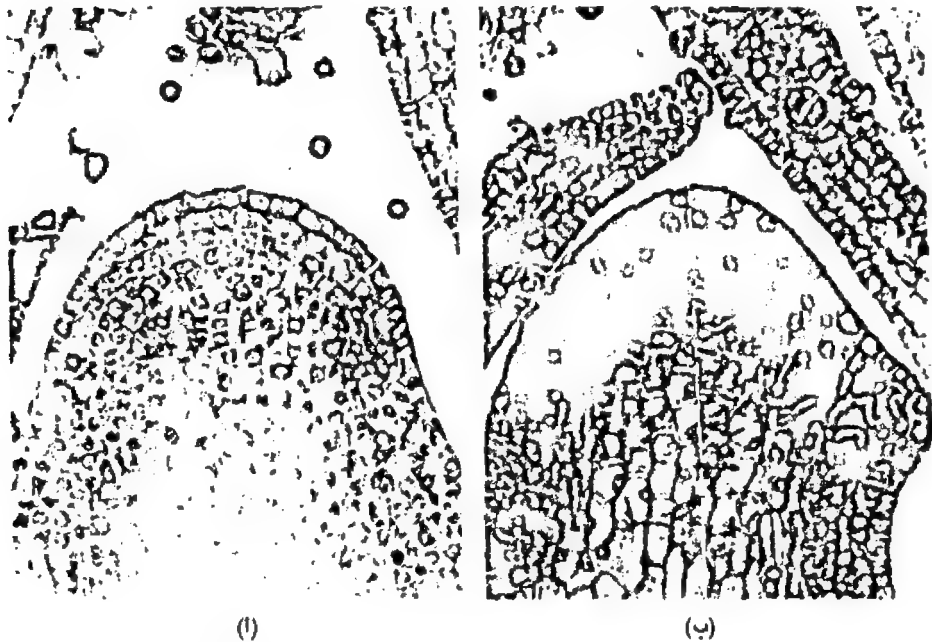
كيمياء النسيج والتصوير الإشعاعي الذاتي

(Histochemistry and auto vadio graphy)

وحيث تحدث التغيرات التركيبية كبيرة، بالتأكيد يجب أن تصاحبها، شبكة، تغيرات كيمياء النسيج، حيث إن تركيب العضو ربما يعكس فسيولوجيا نموه. وطبقاً لذلك، استخدمت تقنيات متعددة للقمم التي حثت على الإزهار، على أمل اكتشاف تغيرات كيميائية مبكراً في الأنسجة. صبغت المواد بالأصبغ الخاصة لبعض المواد، وفي الغالب يوجد كنترول مناسب للدراسة هو الذي تستخلص منه مادة الدراسة أولاً، وزودت القمم بنذائر مرقمة للعناصر المشعة للمواد المختلفة وتقنية تصوير الإشعاع الذاتي، سبق شرحها في فصل 2. وقد أنتجت هذه التقنيات بعض النتائج المهمة، ولكن هنا، كما في مظاهر التفسير الأخرى، توجد حاجة ماسة لتكرير، تقنيات فسيولوجية وكيموحيوية حساسة.

لأن علماء الفسيولوجيا، استعملوا بعض النذائر المشابهة للأحماض الأمينية، وتبين في الأنواع المختلفة أن تركيب DNA أو DNA ضروري للإزهار (انظر

(Cutter 1925)، وكما اهتمت الكثير من دراسات كيمياء النسيج بالتغيرات في كمية توزيع الحامض النووي في القمة. والعلامة المبكرة في حث الإزهار هو التغير في توزيع الخلايا التي تظهر الانجذاب إلى صبغة البيرونين؛ ويطلق في بعض الأحيان على هذا الانجذاب *pyroninophilia*. هذه الصبغة تصبغ RNA؛ ويمكن اختبار نوعيتها باستخلاص RNA من بعض القطاعات بواسطة أنزيم ريبونوكلييز، حيثما توجد الأصباغ في القطاعات المختبرة، ولكن ليس في المستخلصة، ويمكن أن يقال إن RNA موجود. وفي القمم الخضرية، نجد أن الخلايا الكثيفة السيتوبلازم RNA في الغالب مقصورة على الكشح (أو الجناح)؛ ولكن بعد عدة أيام من حث الإزهار يزداد تركيز RNA، كما هو واضح بانجذاب الأصباغ وتوزيعه المنتظم على طول القمة ²¹⁰ و ³²². وفي نباتات النهار القصير للعفينة، يزداد تركيز RNA بعد يومين لنهار قصير، ومرة أخرى بعد 4 أيام نهار قصير (شكل 6-11 أ و ب) ²⁰⁹ وفي قمم الغريبتس وكور العبيد يمكن مشاهدة الزيادة في كميته بعد يوم واحد من تحفيز ليلة طويلة. وفي كور العبيد لا



(شكل 6-11) قطاع طولي لقمم العفينة، مصبغة بواسطة البيرونين لتظهر RNA. (أ) القمة الخضرية للفصن، الخفيفة الصبغة وغالباً منتظمة. (ب) قمة النورة بعد 4 دورات من الحث، توضح زيادة في RNA، وخاصة في منطقة الجسد. كلاهما $\times 300$ ج

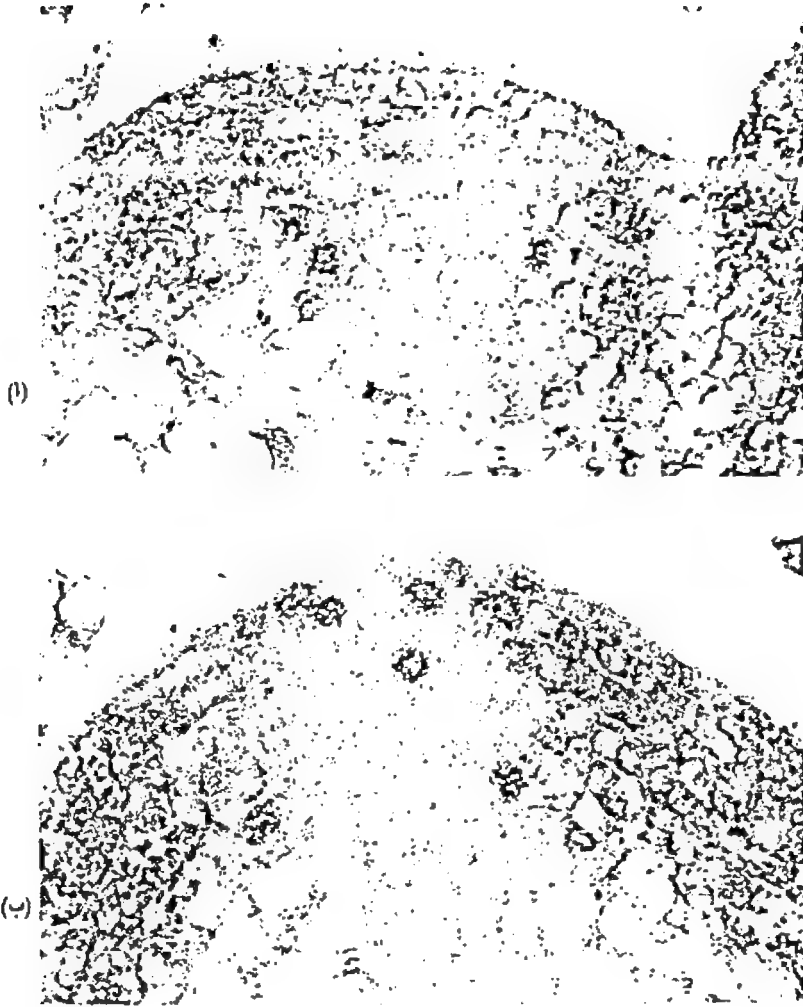
(From Gifford, ²⁰⁴, Figs. 1 and 2, p.129).

يمكن مشاهدة هذه الزيادة إذا قطعت الليلة الطويلة بعشرة دقائق من الضوء، مما يشير إلى أن هذا ما هو إلا ظاهرة حقيقة للدورة الضوئية (أو النافذة الضوئية)²⁰⁴.

وفي نباتات الداتورة، غير الحساسة للدورة الضوئية ولكنها تكون زهرة طرفية بعد منشأ الورقة 7 أو 8، على الرغم من وجود زيادة في RNA عند وقت الإزهار إلا أن الخلايا تحتوي على تركيز منخفض من RNA بمقارنتها بالخلايا المحيطية في كل من القمم الخضرية والانتقالية¹¹². وفي عشب *Lotiumt* نجد أن توزيع RNA منتظم في القمة الخضرية، ولكن توجد زيادة متمركزة في مراكز السنبل بعد اليوم الثالث من الحث³¹³. وفي قمم الأناناس المعاملة بالاستيلين، تظهر خلايا المنطقة القمية زيادة في RNA السيتوبلازم 6 أيام بعد المعاملة²⁰⁵. والتغير في كمية وتوزيع RNA الذي يلي حث الإزهار يظهر أنه ظاهرة عامة إلى حد ما. وكما أشار *Gifford* و *Tepper*، إن هذه الملاحظات مهمة وتتطلب الدراسة حيث إن تركيب RNA في بعض الأنواع النباتية ضروري وأساسي للإزهار.

وباستخلاص وتحليل البروتينات بواسطة الهجرة الكهربائية لجل اكريل أمايد، أوضح *Barber* و *Steward* تغيرات في محتوى البروتينات المذابة في قمة الغصن بعد حث الإزهار. هذه التقنية مهمة كما هي، وتوضح توزيع هذه المواد في أنسجة القمة. ولقد تمت دراسة توزيع البروتين الإجمالي والهستونات في القمم الخضرية والمحفزة باستعمال تقنية الأصباغ الخاصة بالبروتينات أو البروتينات القاعدية. وفي العفينة تركيز إجمالي البروتين أكثر بعد 4 أيام نهار قصير مقارنة بالقمم الخضرية. ومن ناحية أخرى، يوجد انخفاض ملحوظ في صبغ الهستونات بعد 5 أيام نهار قصير²¹⁰. ولم يلاحظ الانخفاض في الهستون النووي، في الدائرة¹¹² أو عشب اللوليم³¹³.

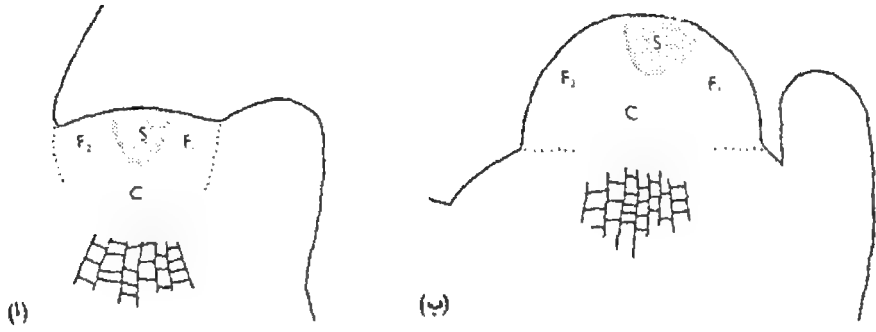
وتشير كل من نظرية مرستيم الانتظار لتنظيم القمة والدراسات التجريبية إلى أن تركيب DNA ضروري للإزهار، مما أدى إلى دراسات كثيرة على كمية وتوزيع تركيب DNA والانقسام الفتيلي في القمم الخضرية والانتقالية والزهرية. ولقد أوضح الكثير من الدراسات أن الانتقال إلى طور الإزهار يعزز الانقسام الفتيلي في المنطقة المركزية لمحور القمة فوق ما يحدث في نفس منطقة القمم الخضرية³⁹، ⁷⁹، ³²². وفي الغالب هذا موضوع على التصوير الإشعاعي الذاتي الذي يظهر الكثير من الأنوية المرقمة في الانتقال والقمة الزهرية (شكل 6-12). ويجب الأخذ في الاعتبار معدل الانقسام الفتيلي ودالة الانقسام. وحديثاً حلل *Corson*¹¹¹ دالة الانقسام في الأنواع النباتية للداتورة في مراحل مختلفة من النمو. وفي هذه الأنواع النباتية، كما سبق ذكره، تدخل القمة مرحلة الانتقال حالما يتكون منشأ الورقة 7 أو 8. وتنقسم هذه القمة إلى



(شكل 6-12) الصور الإشعاعية الذاتية لقمة غصن الخردل، تسلمت كلتا القمتان 3 μ C من التايميدين - ^3H لمدة 4 ساعات. (أ) القمة الخضرية لنبات عمره 6 أيام ينمو في نهار طويل (16 ساعة ضوء). (ب) القمة الانتقالية، منها نباتات عمرها 9 أيام تنمو في نهار طويل منذ بداية زراعتها. أنوية كثيرة في المنطقة المركزية مرقمة. كلاهما $\times 680$.

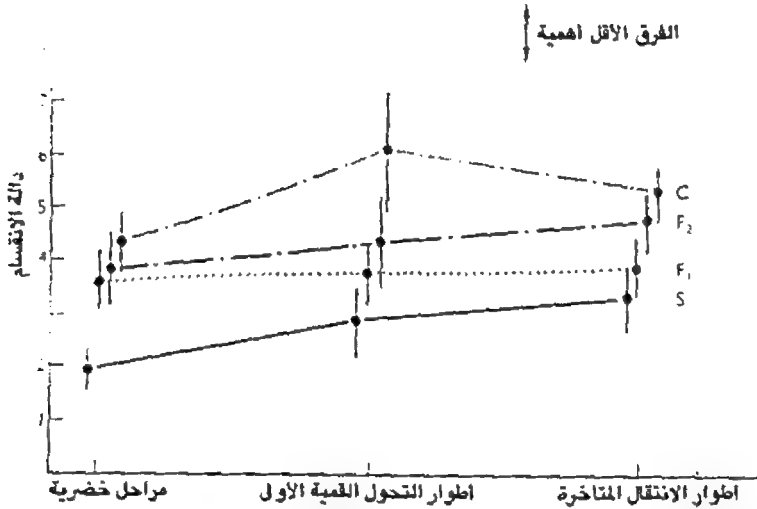
(From Bernier, ³⁸a Figs.51 and 53).

مناطق، موضوعة جزئياً على مميزات الأصباغ. وهذه المناطق التي يمكن تمييزها في كل من القمم الخضرية والانتقالية (شكل 6-13). معلمة بمنطقة الذروة (s)، المنطقة المركزية (c) ومنطقتان محيطيتان جانبيتان (F_1 و F_2)، كما تظهر في القطاع الطولي.



(شكل 13-6) النمط القمي في الدائسورة، C، منطقة مركزية؛ F_1 و F_2 مناطق الكشح؛ S، منطقة الذروة. المرستيم الضلعي أيضاً موضح. (أ) القمة الخضرية، من النبات الذي يكون 5 أوراق ومنشأ الورقة. (ب) قمة الانتقال في المرحلة 4، من نبات يحتوي على 7 أو 8 أوراق ومنشأ الورقة. (Redrawn after Corson, ¹¹, Fig.2, p.1128).

ويوجد المرستيم الضلعي للنخاع تحت المنطقة المركزية. وعند تحليل مؤشرات الانقسام المختلفة للمناطق بواسطة عد نسبة الأنوية في أطوار الانقسام الفتيلي، وجد أن القمة الخضرية لمؤشر الانقسام لمنطقة الذروة أقل من المناطق الأخرى، التي لا تختلف كثيراً عن بعضها البعض من هذه الناحية (جدول 1-6 وشكل 14-6). وفي



(شكل 14-6) التغيرات في دالة الانقسام في المناطق القمية المختلفة الدائسورة، من المراحل الخضرية إلى أطوار الانتقال المتأخرة. تشير الخطوط العمودية إلى ضعف مقياس الخطأ على كل جانب من المتوسط. الفرق الأقل أهمية بين المناطق المختلفة. (C) المنطقة المركزية؛ F_1 و F_2 ، مناطق الكشح؛ منطقة الذروة. (From Corson, ¹¹, Fig.7, p.1130).

(جدول 1-6 متوسط قياس انقسام المناطق القمية الخضرية وقمة الانتقال لنبات الدائورة. C - المنطقة المركزية، F_1 و F_2 مناطق الكشح، S - منطقة الد.ة. (From corson)

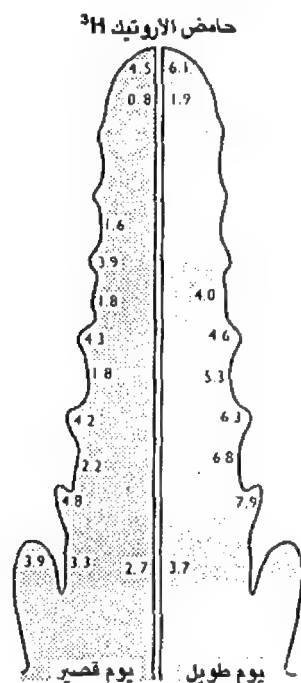
حالة القمة	F_1	S	F_2	C
خضرية	3.69	1.98	3.87	4.34
انتقال مبكر	3.74	2.88	4.33	6.02
انتقال متأخر	3.86	3.27	4.67	5.21

قمم الانتقال المبكرة والمتأخرة ازدادت كثيراً دالة الانقسام لكلتا القمتين والمناطق المركزية (جدول 1-6 وشكل 6-14). وباستعمال عقار الكولشسين لإيقاف الانقسام الفتيلي في الطور التمهيدي، من المحتمل حساب معدل انقسام الخلية في المناطق المختلفة، ولقد تبين في هذه الأنواع أن دالة الانقسام عبارة عن قياس معدل انقسام الخلية. وفي الدائورة الزيادة في مؤشر الانقسام في المناطق المختلفة توازي الزيادة في RNA، والفوسفوليبيد وإجمالي البروتين عند الانتقال إلى الإزهار، كما هو موضح بطرق كيمياء النسيج. وكما أشار Corson¹¹، إلى أن مؤشر الانقسام أعلى في مرحلة النمو المتطابقة مع الاستطالة وقبة القمة. وفي الخردل، أيضاً، تشاهد زيادة تركيب DNA والانقسام النشط في منطقة مركز المحور عند طور ما قبل - الإزهار، وانخفاض متلاحق كلما دخلت القمة مرحلة الإزهار³⁹. وهذا حقيقة بالنسبة للبريلا⁵⁸⁷. ويتضح أن زيادة الانقسام الفتيلي تتطابق مع التغير في شكل القمة، كما هو متوقع؛ سواء كان التطابق اجبارياً مع عملية الإزهار أم لا، ومهما يكن، فهو يعتبر أقل وضوحاً، وخاصة الارتداد الجزئي إلى الطور الخضرى الذي يمكن أن يحدث في الخردل³⁹، وقمة البريلا لا يمكن أن تكون زهرة طرفية⁵⁸⁷. ولقد أشار corson إلى أنه على الرغم من وجود انقسام أقل نشاطاً في منطقة ذروة الدائورة أثناء الطور الخضرى للنمو، إلا أن بعض الانقسامات لا تحدث؛ وحيث إن عدد الخلايا في هذه المنطقة يبقى ثابتاً إلا أن الخلايا البنيوية يجب أن تساهم في المناطق الأخرى. وهكذا هذه المنطقة، على الرغم من أن انقساماتها أقل نشاطاً، إلا أنها ليست مرستيم انتظار حقيقي، حيث إنه يشترك في التنسج في الطور الخضرى.

ودراسة منطقة مركز المحور وهي القمة المتميزة فسيولوجياً وسيتولوجياً، تدعم التجارب التي تدعى أن المعاملة بنظير التايو يوراسيل Thiouracil، الذي يثبط تركيب DNA، يثبط الإزهار يخمد أي زيادة في تركيب DNA في المنطقة المركزية³¹¹. وإيضاً، في الرديكية Rudbeckia تم الحصول على تحفيز تركيب DNA في المنطقة المركزية فقط، بعد المعاملة بالجبرلين³⁹. وفي البريلا أيضاً يتأثر في الخصوص نشاط

الانقسام المحفز للإزهار، وكذلك كمية RNA وعدد الريبوسومات في خلايا المنطقة المركزية⁵⁸⁷. وفي الخردل، من أحد النتائج المبكرة في حث الإزهار هو انطلاق الأنوية من طور G₂ من الانقسام⁴⁰. وهذه الأنوية قد ركبت DNA ولكنها من الواضح مقفولة عن الانقسام الفتيلي. وطور G₂ هو الفترة النشطة للحامض النووي RNA وتركيب البروتين.

وحيث إن نظرية مرستيم الانتظار هي أولى النظريات التي قدمت، وجاءت لتعزز الكثير من الدراسات على انقسام الخلية وتركيب DNA في قمة الغصن. فقد أصبح من الواضح أن هناك فروقاً بين الأنواع النباتية في توزيع نشاط الانقسام في القمة. على سبيل المثال، باستعمال حامض أروتيك - ³H، نذير RNA، متبوعاً بالتصوير الإشعاعي الذاتي، و knox و Evans³¹⁴ وجد أن كثافة حبيبات مادة الفضة، هي الأعلى في ذروة القمم الخضرية لنباتات النهار الطويل Lolium T. الموضوعة تحت النهار القصير (شكل 6-15). وهكذا لا توجد أدلة لمرستيم الانتظار. وفي النهار



(شكل 6-15) نمط اتحاد حامض الأروتيك - ³H كحبيبات لكل 9.10 μ m²، في وسط قطاع الطولي لقمم اللوليم. يعطي الجانب الأيسر للقطعة متوسط قيم القمم الخضرية، وقيم الجانب الأيمن للقمم المحفزة يومان.

(From Evans, L.T., in Evans, 1971 pp.328-349, Fig.14-9 a, p.346. After Knox and Evans, 1964 Fig.2a p.1088).

الطول، يزداد النشاط في كل أجزاء القمة (شكل 6-15). وعلى النقيض، عد توزيع حبيبات الفضة في صور الإشعاع الذاتي للقمم الخضرية لعباد الشمس، النامي في وسط المحلول المعقم المضاف إليه التايميدين، أظهر فرقاً قليلاً بين عدد الحبيبات الموجودة بإفراط في الانوية وفي المنطقة المركزية وقيمة خلفية الإشعاع. وفي المنطقة المحيطية نجد أن العدادات عالية جداً. كما لم تظهر أشكال الانقسام في المنطقة المركزية. وفي مستهل الإزهار، الترقيم منتظم خلال كل القمة⁴⁹³. ولقد استنتج هؤلاء الباحث إن تركيب DNA يجب أن يحدث بمعدل بطيء جداً في خلايا المنطقة المركزية، وبالمقابل إذا حدث في كل القمة؛ أو إن النشاط في هذه المنطقة يجب أن يحدث دورياً فقط. وهكذا يتضح أن هذه الأنواع النباتية يوجد بها مرستيم الانتظار حقيقة. والسبب في الاختلاف المدهش بين الملاحظات على قمم اللوليم وعباد الشمس ربما يرجع إلى أشكال هذه القمم في طور الخضري. واللوليم مثل الأعشاب النجيلية الأخرى، يمتلك قمة طويلة ومخروطية، بينما في عباد الشمس غالباً ما تكون مقلطحة. وعند الانتقال إلى طور الإزهار، يوجد تغير قليل في شكل عباد الشمس. واشتمال خلايا المنطقة المركزية في المراحل المختلفة للنمو ربما يرجع إلى الاعتبارات الهندسية. ومن المهم التوصل إلى فهم العوامل التي تتحكم في انقسام الخلية وتوزيعها في مرستيم قمة الغصن، حيث يجب أن تتجه الدراسات اللاحقة.

تكوين ونمو الأعضاء الجانبية

(Formation and Development of Lateral Organs)

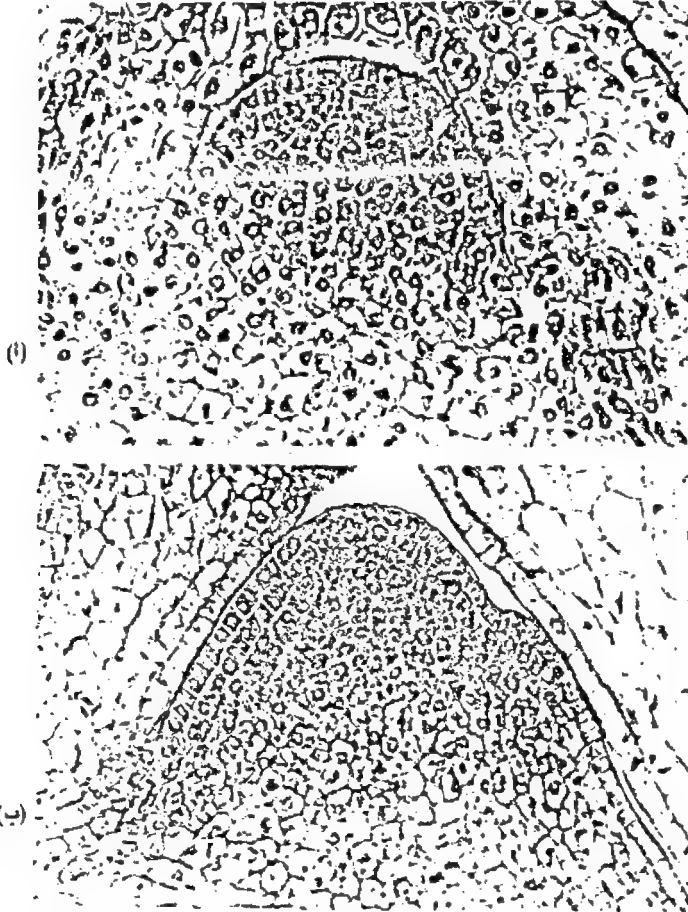
(Organogenesis)

تكوين (أوتوالد) الأعضاء

أثناء الانتقال إلى طور الإزهار وبعده ربما تعطى قمة النورة سلسلة من القنابات الصغيرة التي تشبه الورقة. وتتكون بالتالي الزهورات الصغيرة. وفي قمة الأزهار الفردية، تتكون الأعضاء الجانبية المختلفة في تعاقب. وتكوين الأعضاء موضع جيداً في زهرة الرنالين Ranalian مثل الحوضية والنوفر (أو زنبق الماء الأصفر)، حيث إن الكثير من أعضاء الزهورات الصغيرة من كل جنس قد تكون. وفي الحوضية نجد أن الأعضاء الجانبية المختلفة للأطوار الخضرية والانتاجية - وفي هذه الحالة، الورقة، والقنابة، السبلة والبتلة وعضو التذكير والسداة العقيمة وعضو التأنث - لها ظهور مشابه في الطبقات الثانية والثالثة للمرستيم القمي، ولكن تتكشف الفروق بسرعة في هيئة أسلوب النمو⁵⁰⁰. وأطوار التطور العرقي لزهرة الحوضية موضحة في الأشكال

17-6 و 17-6. وتظهر السبلات والبتلات والاسدية والكرابل أيضاً من الانقسامات المحيطية في الطبقة الثانية للقمة في زهرة الرجل⁴⁸⁵. والدراسات التي من هذا النوع تؤيد وجهة النظر التي تقول إن الأعضاء كلها أعضاء جانبية من قمة الغصن، ويمكن تفسيرها كفرق لإظهار تركيب يشبه الورقة.

وفي الزهرة فوق المتاعية للونكة *Vinca rosea*⁴⁸، تتكون السبلات في تعاقب حلزوني. ثم تتوسع القمة بسرعة وتكون البتلات الخمسة في آن واحد. وفي هذه



(شكل 16-6) قطاع طولي لقمة *Aquilegia* صنف *Truncata*. (أ) القمة الخضرية. $\times 392$. (ب) القمة الانتقالية، توضح التغيرات في الطول والعرض. $\times 352$.

(From Tepfer, ⁵⁰⁰Plates 48a and 50b, pp.581 and 585. Originally published by the University of California Press; reprinted by permission of the Regents of the University of California).



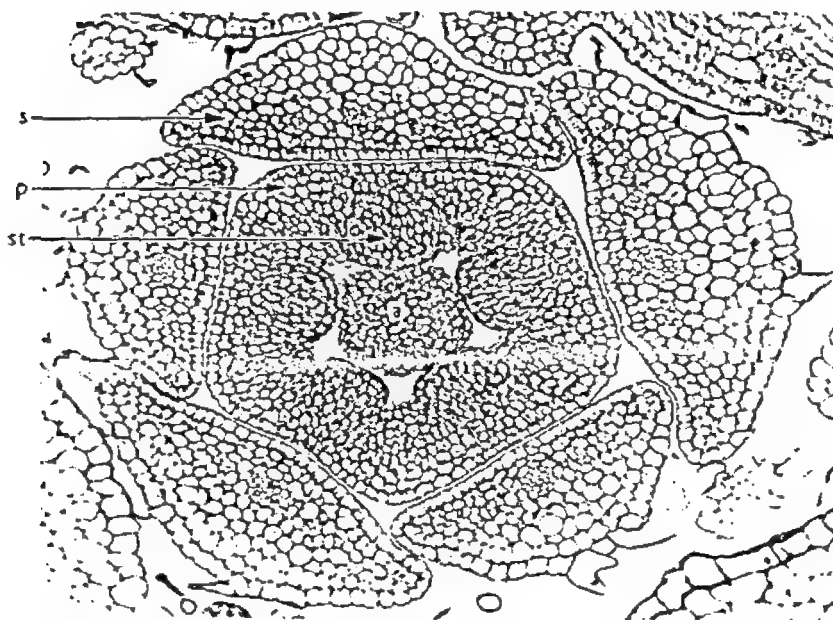
(شكل 17-6) قطاع طولي للقمم الزهرية النامية لنبات *Aquilegia*. (ا) تكون القمة الانتقالية قنبيات (br). 276 x. (ب) نمو زهرة بسيلة (s)، بتلة (p)، سداة (st)، سداة عقيمة (sd) كريمة (c) المنشأ. 152 x. (Form Tepfer, ⁵⁰⁰ Plates 51b and 56b, pp.587 and 597. Originally published by the University of California Press; reprinted by permission of the Regents of the University of California).

الزهرة المتحدة البتلات تتحد البتلات أثناء التطور العرقي وتكون الجزء العلوي لأنبوبة التويج؛ ويتكون الجزء السفلي بواسطة النمو المنطقي في المناطق القاعدية الشائعة لكل من البتلات والأسدية. واتحاد البتلات والأسدية يمكن مشاهدته بوضوح في القطاعات العرضية للزهرة النامية (شكل 18-6).

ويقلص كثيراً قطر القمة الزهرية عند نهاية تكوين الأسدية، ويتكون منشأ السبلات والبتلات والكرابل بواسطة الانقسامات المحيطة في الطبقات الثانية للكساء والطبقات الخارجية للجسد⁴⁹. وفي المراحل المبكرة للنمو، نجد أن منشأ السداة لا يشبه منشأ البتلات (شكل 19-6 أ). وفيما بعد، يعطي النمو البيئي عند قاعدة منشأ السداة منطقة قصيرة بدون خلايا جرثومية، والخيط filament، عبارة عن بروز من الجزء الطرفي للمثك anther. ويحدث نفس الشيء في أسدية زهرة Downingia³⁰². وتنقسم طبقة تحت بشرية أثناء نمو المثك لتعطي جدار الحافظة الجرثومية (بدلاً من البشرة)، وجزء الجذر المغذى Topetum، ونسيج الحافظة

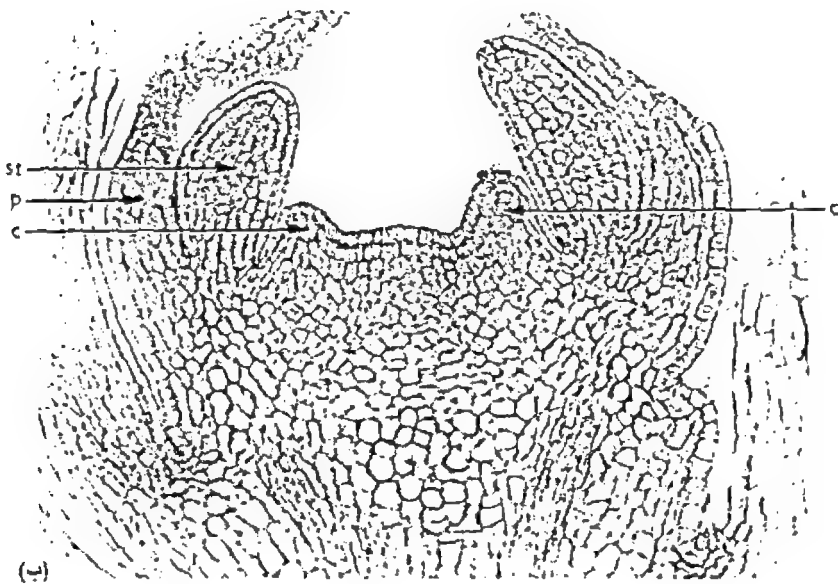
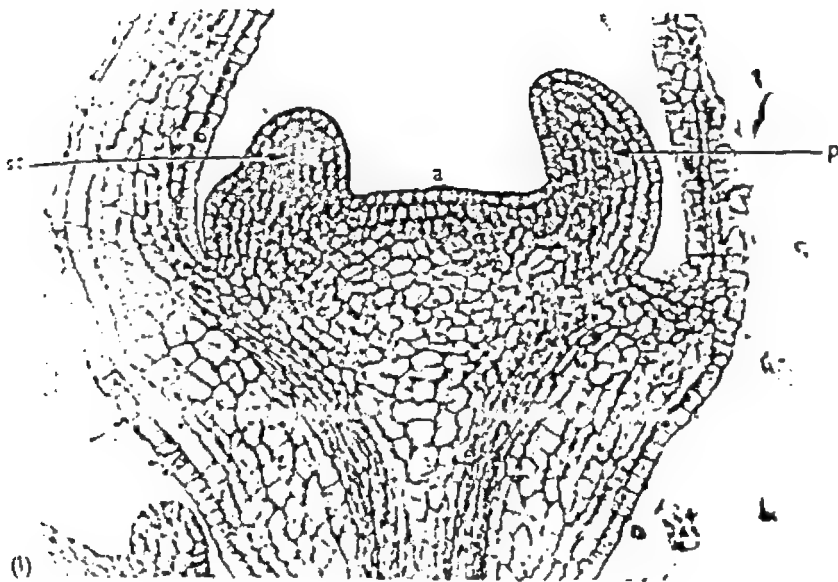
الجرثومية (شكل 6-20 أ و ب). وينقسم نسيج الحافظة الجرثومية فيما بعد مكوناً حبوب اللقاح أو جراثيم صغيرة، والجذر المغذى عبارة عن طبقة من الخلايا تقوم بإمداد المواد الأيضية إلى خلايا الحافظة الجرثومية.

وبعد تكوين الأسدية، يزداد قطر المرستيم الزهري مرة أخرى، وتنهض خلايا المحيط لتكون الحلقة المرستيمية. ويتكون منشأ الكربة في مركزين متقابلين في هذه الحلقة (شكل 6-19 ب). وتتكون فيما بعد الأعضاء المعقمة من أجزاء الحلقة المرستيمية⁴⁹. والدراسات الدقيقة لنمو الأعضاء الجانبية في زهرة Downing توضح، أن ما يشبه الأوراق، وأن أعضاء الزهرة تمتلك قمة، حافية، وفي بعض الأحيان نمواً علوياً. وتمر السبلات بالنموات القمية والحافية والبينية، كما تعمل البتللات، ولكن هذا النمو القمي قصير العمر، ويوجد نشاط كبير للمرستيم اللوحي³⁰¹. وحتى في منشأ السداة، السمكة التي تمتلك قمماً أعرض من منشأ السبلات والبتلات، يمكن كشف النمو الحافي. وتظهر الكرابل أيضاً النمو الحافي، ويمتلك المرستيم المجاور للمحور الذي يساهم في النمو في السمك³⁰². ليس في بدايتها

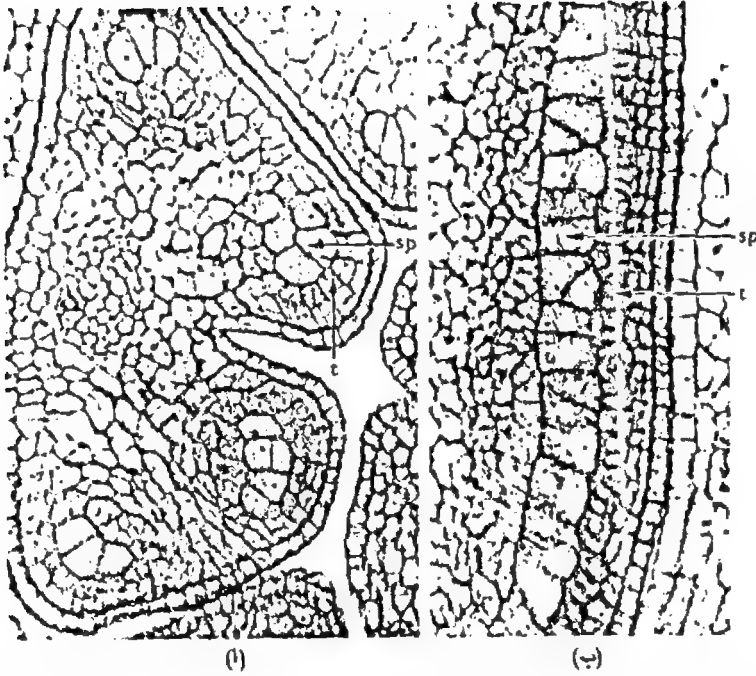


(شكل 6-18) قطاع عرضي للزهرة الفتية للونكة، توضح القمة الزهرية (a) والسبلة (s)، البتلة (p) والسداة (st) المنشأ. 205 x.

(From Boke, ⁴⁸, Fig.8, P.416).



(شكل 6-19) قطاع طولي لازهار الوتكة النامية. (ا) بتلة (p) سدادة (st) تكون المنشأ بواسطة القمة الزهرية (a). 230 x. (ب) طور متأخر قليلاً: كربلة (c) تكون المنشأ الآن. 196 x.
(From Boker, ⁴⁹, Figs.3 and 15, pp.536 and 540).



(شكل 6-20) نمو أسدية الوتكة. (ا) قطاع عرضي للسدادة توضح نمو خلايا الحواظ الجرشومية (sp) الطبقة المغذية (ا). 395 x. (ب) قطاع طولي لجزء من المتك، يوضح نمو نسيج الحواظ الجرشومية (s) والطبقة المغذية (ا). 410 x.

(From Boke, ⁴⁹ Figs.10 and 13, pp.538 and 540).

فقط ولكن في أسلوب نموها، ويمكن مقارنة الاعضاء الجانبية للزهرة بالأوراق، وكما سبق شرحه وبدون شك سجلت مرحلة فسيولوجية مختلفة لقمة الابداء. ويعتقد بعض الكتاب أن الأسدية، في الخصوص، هي التي تظهر تطابقاً أكثر مع محور الساق مقارنة بالأوراق. جزئياً بسبب المنشأ المتأصل⁴⁴⁶. وبدون شك إن الأعضاء الجانبية للزهرة يمكن مقارنتها بسهولة مع الأوراق في بعض الأنواع الأخرى. ومن المحتمل دراستها تطورياً كتعبير للحالات الفسيولوجية المختلفة للقمة.

تكوين السداة واللقاح

(Development of the stamen and pollen)

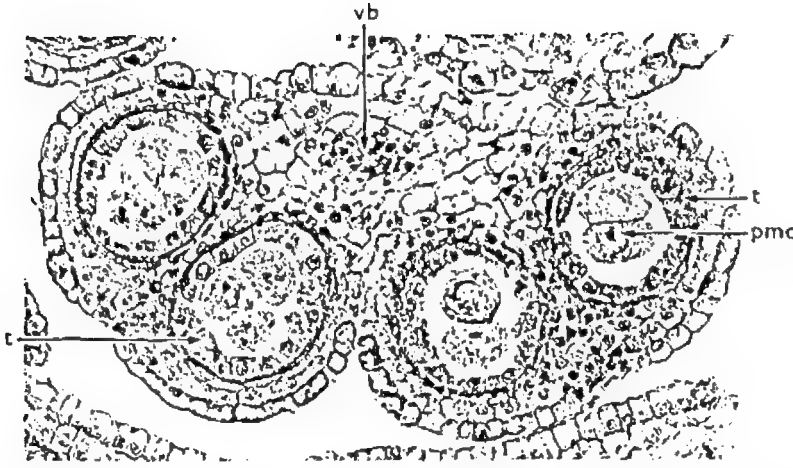
وحديثاً يوجد قدر هائل من الدراسات على تكوين السداة وحبوب اللقاح، ليس باستعمال التقنيات التشريحية الكلاسيكية فقط ولكن أيضاً بالتصوير الإشعاعي الذاتي وكيمياء النسيج وكل من مجهرى المسح والنقل الإلكتروني. ومجهر المسح

الالكتروني عبارة عن آلة، تشبه جهاز النقل الالكتروني المعتاد، ولكن يعطي بؤرة عميقة. وفحصت العينات كلية بدلاً من قطاعات، والدراسة اقتصر على الهيئة السطحية.

وتكوين خلايا الأم للقاح واللقاح الذي يسبب اهتماماً سيتولوجياً خاصاً لعدة أسباب: على سبيل المثال، خلايا الأم للقاح هي مركز للانقسام الاختزالي في النباتات الراقية، وانقساماتها الخلوية غالباً ما تتزامن؛ وأيضاً، حبوب اللقاح هي الحامل للامشاج الذكرية، وتكون جدار اللقاح له أهمية تشخيصية.

ويتكون المتك الفتى في الغالب من 4 - فصوص في المراحل المبكرة للنمو كما تصبح خلايا الطبقة تحت البشرية متميزة في كل فص (شكل 6-19). وينقسم هذا النسيج، النسيج الجرثومي arch sporium، احديدياً، مكوناً الطبقة الجدارية الابتدائية إلى الخارج والطبقة الابتدائية للحافظة الجرثومية إلى الداخل⁵³⁷. وتنقسم الطبقة الجدارية الابتدائية مرة أخرى مكونة عدداً متفاوتاً من الطبقات الخلوية مكونة، من الخارج، في الطبقة المتوسطة endothesciums، تحت البشرة، وطبقة وسطية واحدة أو أكثر، والجذر المغذى Tapetum، الذي يتكون في الغالب من طبقة واحدة من الخلايا (شكل 6-21). وطبقاً لأنواع النباتات، ربما تقوم خلايا الحافظة الجرثومية الابتدائية إما بالعمل مباشرة كخلايا الأم للقاح (pmc)، أو تنقسم فتيلياً لتكون عدداً كبيراً من خلايا الحافظة الجرثومية. ويستخدم الجذر المغذى في تكوين حبوب اللقاح، ويعتبر مصدراً هاماً لمواد الأيض. وخلايا الجذر المغذى ربما تكون عديدة الأنوية أو عديدة الصبغات الداخلية، في الأنواع المختلفة. وتنقسم كل خلية الأم للقاح بواسطة الانقسام الاختزالي لتعطي جراثيم صغيرة رباعية أو حبوب لقاح. ولقد درست التغيرات في الأيض الخلوي لهذه التطورات بواسطة تقنيات مختلفة. وفي بعض الحالات غير معروف ما إذا كان البعض من هذه الدراسات، قد أجريت على أنواع منفردة، أو ذات مغزى عام. حيث إن الكثير منها له أهمية كبيرة وستناقش هنا.

ولقد أوضحت دراسات كيمياء النسيج في متوك الذرة إن تركيز RNA والبروتين ينخفض من وقت تكوين خلايا الأم للقاح إلى حين الانقسام الاختزالي. ولا توجد زيادة أثناء الانقسام الاختزالي³⁷¹. وفي متوك نبات Paeonia يزداد RNA السيتوبلازم والبروتين في الخلايا الجرثومية المتتالية وخلايا الأم للقاح قبل الانقسام الاختزالي. وتزداد كمية RNA والبروتين في سيتوبلازم خلايا الجذر المغذى أثناء الانقسام الاختزالي، ويصل أعلى درجة وقت فصل الرباعيات⁴⁴⁹. وتفقد خلايا الأم



(شكل 6-21) قطاع عرضي لسداة الكابومبا Cabomba. موضعاً المتك الذي يحتوي على فصين و 4 اكياس لقاح. الحزمة الوعائية (vb) في منطقة التوصيل يمكن رؤيتها. pmc، خلايا لقاح الأم: 1، الطبقة المغذية. 250 x.

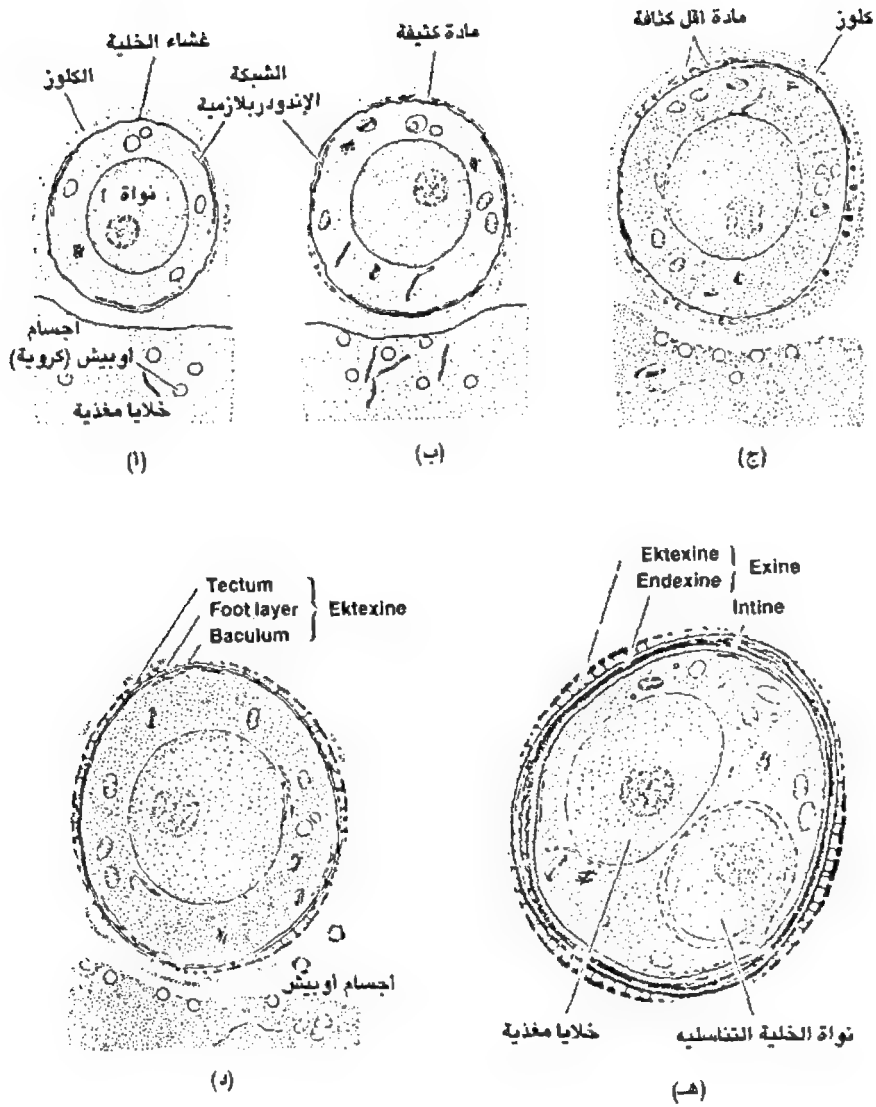
للقاح اغلب RNA السيتوبلازم والبروتين وقت تكوين الجراثيم الصغيرة، ولكن بعد الانقسام الاختزالي في الجراثيم الصغيرة تزداد هذه المادة مرة ثانية، وفي نفس الوقت يتكسر الجذر المغذى ⁴⁴⁹. ولقد تم التوصل إلى نتائج مشابهة بعد عدد حبوب الفضة في صور الإشعاعي الذاتي للمشوك المضاف إليها الساتيديين - ³H أو الليوسين - ³H وبالنسبة إلى نذير RNA والبروتينات. ويتضح أن البروتينات ونذائرها من المحتمل أن تزود إلى خلايا الأم للقاح بواسطة الجذر المغذى.

ولقد تركّز قدر كبير من الاهتمام على علاقات تطور الجراثيم الصغيرة مع بعضها ومع الجذر المغذى. وفي عشب اللوليم، على الأقل، أثناء الطور التمهيدي للانقسام الاختزالي تتصل خلايا الأم للقاح بواسطة أشرطة كثيرة من السيتوبلازم، وتسمى في بعض الأحيان بقنوات Cytomictic. وهذه القنوات تقطع في بعض الأحيان أثناء الانقسام الاختزالي، وجدار مثقب من كالوز الكربوهيدرات ويتكون «الجدار الخاص» حول الجراثيم الرباعية. ويتضح أن وجود قنوات السيتومكتك Cytomictic يعني أن خلايا الأم للقاح تشاطر سيتوبلازماً عاماً، مما ينتج عنه السلوك المتزامن لأنويتها. وزيادة على ذلك، الفروق التي ربما تعبر عنها حبوب اللقاح فيما بعد، مثل إظهار أنظمة عدم التكافؤ المختلفة، ربما ترجع إلى طبيعة عدم تأثر جدار الكالوز، وبذلك نجد أن النموات اللاحقة تأخذ مجراها في عزلة نسبياً ²⁵⁵. ومن دراسات المجهري الضوئي باستعمال لقاح نبات Arnebia، هناك ادعاء بأن المادة النووية ترحل خلال القنوات السيتوبلازمية ²¹. وفي أنواع الأركيدات التي تتكون فيها حبوب اللقاح في

مجموعات، تستمر الاتصالات السيتوبلازمية إلى حين نضج اللقاح، وأن الانقسام الخلوي لحبوب اللقاح في هذه الأنواع أيضاً متزامن²⁵². ويتضح أن نتائج هذه التجارب التي أضيف إليها التايميدين - C¹⁴ إلى الأزهار النامية لعشب اللوليم تؤيد وجهة النظر التي تقول إن جدار الكالوز غير منفذ نوعاً ما. وترتحل المادة المرقمة بحرية إلى خلايا الحافظة الجرثومية إلى طور pachytene للانقسام الاختزالي، ولكن بعد هذا الطور تفشل في الدخول إلى خلايا الأم لللقاح إلى حين تكسر الجدار الرباعي، والجراثيم سوف تكون قادرة على أخذ العناصر بعد انطلاقها. ويتضح أن جدار الكالوز ربما يقوم بوظيفة تنظيم حركة المواد، وخاصة الجزئيات الكبرى، في كيس اللقاح²⁵⁵. ويظهر أن جدار الكالوز يمارس بعض الكبح على الجراثيم، حيث إنها تزداد كثيراً في الحجم بعد انطلاقها من رباعياتها³⁷¹. ويعتقد أن الكالوز يتم تركيبه بواسطة ديكتوسومات خلايا الأم لللقاح¹⁵⁷.

وأثناء الأطوار المبكرة من تكوين حبوب اللقاح، تتكون أجسام صغيرة، من الأجسام الكروية - الأولية في خلايا الجذر المغذى، وبعض الأحيان ناحية الوجه الداخلي لهذه الخلايا (شكل 6-22 أ). وعندما يتكسر كالوز الجدار الرباعي، وكذلك جدر خلايا الجذر المغذية، وتنبثق الأجسام الكروية الأولية إلى كيس اللقاح (شكل 6-22 ح). وفي هذه المرحلة تغطي بغير انتظام بالسبوروبولينين sporopollenin، المادة التي تتكون على الجدار الخارجي لحبة اللقاح. ويطلق عليها الآن الأجسام الكروية أو Ubisch bodies. ويستمر ترسب السبوروبولينين على كلا الجسمين الكرويين والجدار الخارجي لحبوب اللقاح النامية؛ ويقترح أن هذه المادة ربما تتركب من المواد المنطلقة إلى كيس اللقاح بتكسر كلا الجدارين الخاصين للكالوز وجدار خلية الجذر المغذى^{156, 253}. وهكذا نجد أن النذاثر ربما يتم تركيبها في كل من الجراثيم الصغيرة الفتية وفي خلايا الجذر المغذى. وفي عشب اللوليم، تتكون مجموعة من الأجسام الكروية في خلايا الجذر المغذى مباشرة بعد الأجسام الكروية - الأولية. وتهتم هذه الأجسام بتركيب عُدّة اللقاح pollen kitt، ومادة صبغ الغراء التي تغطي حبة اللقاح الناضجة²⁵⁰.

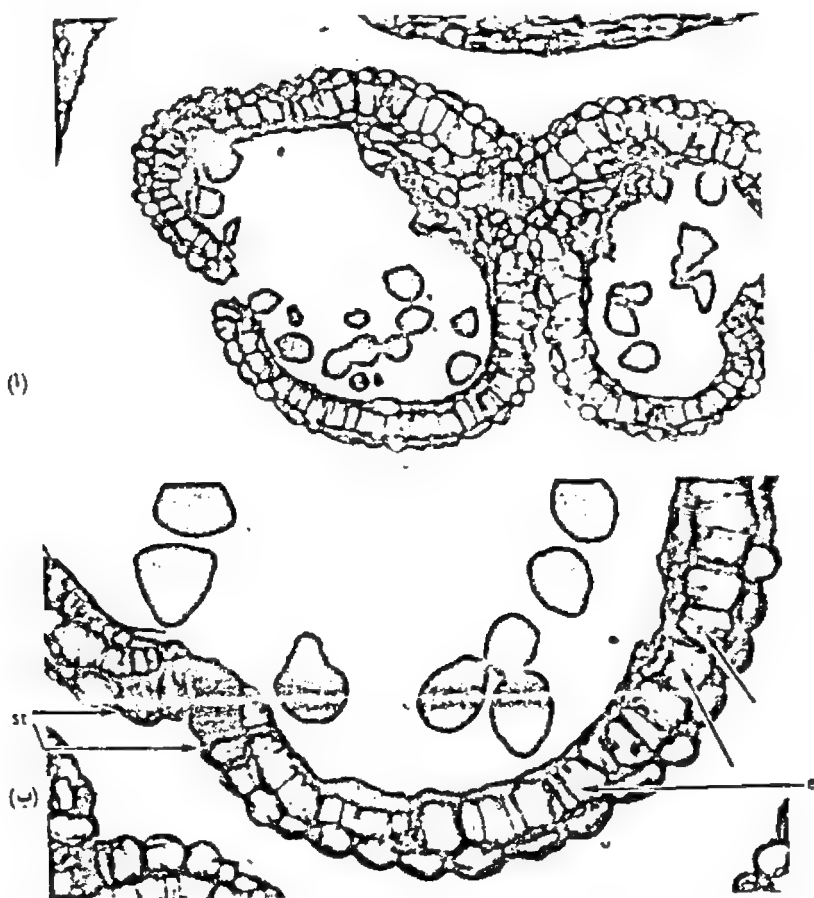
وفي وقت تكسر خلايا الجذر المغذى وانبثاق الأجسام الكروية إلى كيس اللقاح، تمتد خلايا الطبقة الداخلية في الاتجاه القطري وتتكون قضبان التغليظ القطري على الجانب الداخلي لجدار الخلية. وفي الأنواع النباتية المختلفة، هذا ربما يكون أنماطاً متنوعة⁴³⁴. وفي العفينة يتكون هذا التغليظ أساساً من α - سيليلوز، ولم يتم العثور على اللجنين في اختبارات كيمياء النسيج المختلفة¹⁸³. وفي بعض الأنواع النباتية الأخرى، على الأقل، يعتبر التغليظ في الغالب تلجنناً، ولكن المطلوب دراسات أخرى



(شكل 22-6) تكوين حبوب اللقاح (أ) و (ب) الشبكة الأندوبلازمية تكون السيترولازم، تعين المكان المستقبلي للمسام. مادة الألياف الكثيفة تغطي الخلية في المناطق التي لا توجد بها شبكة إندوبلازمية أو تتكون أجسام Ubbisch في الطبقة المجاورة للخلايا المغذية. في (أ) - (د) يحاط الكلويز بخلية حبة اللقاح. (د) يتناقص الكلويز وجزء من exime، ويتكون ektexine. وتتحرر الأجسام الكروية أو Ubbisch من الطبقة المغذية. (د) ويتكون endexine و intine حول حبة اللقاح الناضجة، وتنقسم النواة لتكون خلية خضرية أو أنبوبية ونواة الخلية التناسلية.

(From Echlin, ¹⁹⁵ Figs. 5-9, pp.86 and 87. Copyright (1968) by Scientific American, Inc. All rights reserved).

حول هذه النقطة. ولقد اقترح Fossard¹⁸³ أنه أثناء النمو الكثير للمتك نجد أن المادة المتكونة من الجذر المغذى تثبط نمو الطبقة الداخلية، ويحدث هذا فقط بعد توقف تركيب السبوروبولينين وتحطم الجذر المغذى، بعد ذلك يمكن أن تنمو الطبقة الداخلية. ويعتبر هذا النسيج مهماً وظيفياً، حيث إنه يشترك في تفتح المتك (شكل 23-6). والطبقة الداخلية لا تتكون حول كل محيط كيس اللقاح، ولكن يبقى شريط من خلايا رقيقة الجذر، Stomium. وهذه الخلايا الأخيرة تمر إما عمودياً على طول المتك، بين فصوص مجرى كل متك، أو تكون شريطاً محيطياً قرب قمة فص المتك. ويحدث التفتح في منطقة stomium؛ والآلية الدقيقة تتطلب دراسات لاحقة. والعوامل



(شكل 23-6) قطاع عرضي في متك البرقوق (أ) يوضح التفتح. حبوب اللقاح موجودة في أكياس اللقاح. 150 x (ب) منظر واسع لمنطقة جدار المتك، يوضح الخلايا المسطحة (e) مع قضبان التغليف (الموضحة بالأسهم) والجذر الرقيقة للخلايا الثغرية (st). 300 x.

(Slide by courtesy of DR. G.L. Webster).

التابعة لتمايز أنواع النسيج المختلفة، stomuim، في بعض المناطق الواضحة في المتك تتطلب البحث.

ولقد تعرض نمو جدار حبة اللقاح العالي التخصص إلى دراسات كثيرة. واللقاح، بالطبع، مهم جداً بيولوجياً، حيث إنه الحامل للامشاج الذكرية. كما أنه يكون المخاطر الصحية لبعض الأفراد، الحساسين إلى لقاح الأنواع النباتية الخاصة ويعانون من حمى القش. ويوجد الكثير من حبوب اللقاح في الجو؛ ويمكن أن تحمل مسافات لا تقل عن 640 كيلومتراً، أو ربما أكثر. وبسبب طبيعة جدارها نجد أن حبوب اللقاح مقاومة جداً إلى التحلل، ولقد وجدت حفريات حبوب اللقاح في الترسبات التي يصل عمرها إلى 100 مليون سنة¹⁵⁵. وفي الغالب هناك تشابه كبير بين حبوب اللقاح الغضة والمتحجرة، حتى عندما تفحص بمجهر المسح الإلكتروني³⁵¹. وسبب هذا الاحتفاظ الجيد، المقرون بالصورة التركيبية الخاصة لجدار حبة اللقاح، الذي يسمح في الغالب بالتعرف على حبة اللقاح على مستوى الأنواع النباتية، وتستعمل حبوب اللقاح بكثرة بواسطة علماء البيئة. ويمكن ترسيخ طبيعة الكساء الخصري السابق لمنطقة معينة من حبوب اللقاح الموجودة في ترسبات الحث. وهذا يعطي احتمالاً جزئياً بسبب الكميات الكبيرة لحبوب اللقاح التي تنتجها بعض النباتات. على سبيل المثال، غابات التنوب الفضي لجنوب ووسط السويد يقال إنها تنتج 75,000 طن من حبوب اللقاح في السنة¹⁵⁵؛ وبالأخذ في الاعتبار وزن حبة اللقاح، يعتبر هذا كمية هائلة.

وببما لا زالت حبوب اللقاح داخل جدار الكالوز الخاص، يتكون جدار الجرثومة الذي يسمى primexine. وهذا الجدار سيلولوزي¹⁵⁸. وفي بعض المناطق المحيطية للجراثيم الفتية تستلقي أشرطة الشبكة الأندوبلازمية مباشرة تحت البلازماليم (شكل 22-6 أ و ب)؛ ولا يتكون جدار في هذه المناطق، التي تكون المراكز للثقوب (أو مسام) المستقبلية¹⁵⁷ و²⁴⁸. وفي بعض الأنواع النباتية، تتكون الثقوب أو الأخاديد عند نقطة اتصال الخلايا الرباعية، أو إلى خارج الخلايا الرباعية. وتمثل الثقوب المنطقة الرقيقة في الجدار الذي ربما تخرج منها أنبوبة اللقاح عند الإنبات. وعدد الثقوب أو الأخاديد ثابت لكل نوع. والتحكم الجيني حول هذا النمط في primexine يرجع إلى نواة الجرثومة الأحادية الصبغة²⁴⁸.

ثم بعد ذلك يتكون الغلاف الخارجي للجرثومة Exine. وتبدأ في الظهور نذائر القضيب التي تشبه - العويميد من السطح (شكل 22-6 د). ثم تنتشر الأطراف العلوية والسفلية للقضيب جانبياً مكونة السطح المسامي، ويسمى في بعض الأحيان الحائط muri، والأرض. وتكون الأعمدة والسقف والأرض (شكل

22-6 هـ)، الذي يصبح متشرباً بالسبوروبولينين. وفي هذا الوقت ينكسر جدار الكالوز، وتنطلق حبوب اللقاح ¹⁵⁵ و ²⁵¹. وهكذا يتكون نمط مميز من الغلاف الخارجي للجرثومة بينما الجراثيم الصغيرة لا زالت داخل جدار الكالوز وإذا كان هذا غير منفذ، فيجب أن يتبعه نمط محدد بواسطة النواة الأحادية الصبغيات ²⁵⁰. وطرف الغلاف الخارجي، الذي يعتبر جزءاً من الغلاف الخارجي، يتكون تحت *ektexine*، وأخيراً يتكون الجدار السيليولوزي الداخلي، *intine*، داخل هذا (شكل 22-6 هـ). ولقد أشار Godwin ²¹⁴ إلى أنه إذا كان النظام المرفولوجي الذي يتحكم في هذه الحالات معروفاً، فربما يكون عرضة للتجارب (أو للدراسة). ونظام التحكم الوراثي الذي يحدد الانماط المعقدة بوضوح سوف يكون هاماً جداً.

وعند هذا الوقت تلتحم الحويصلات الصغيرة في سيتوبلازم حبة اللقاح لتكون حويصلة كبيرة، وتنقسم النواة لتعطي الأنوية المولدة والأنوية الخضرية (شكلاً 22-6 و 24-6). وفي سيتوبلازم حبة اللقاح، يوجد تركيب يسمى الشبكة المعقدة،



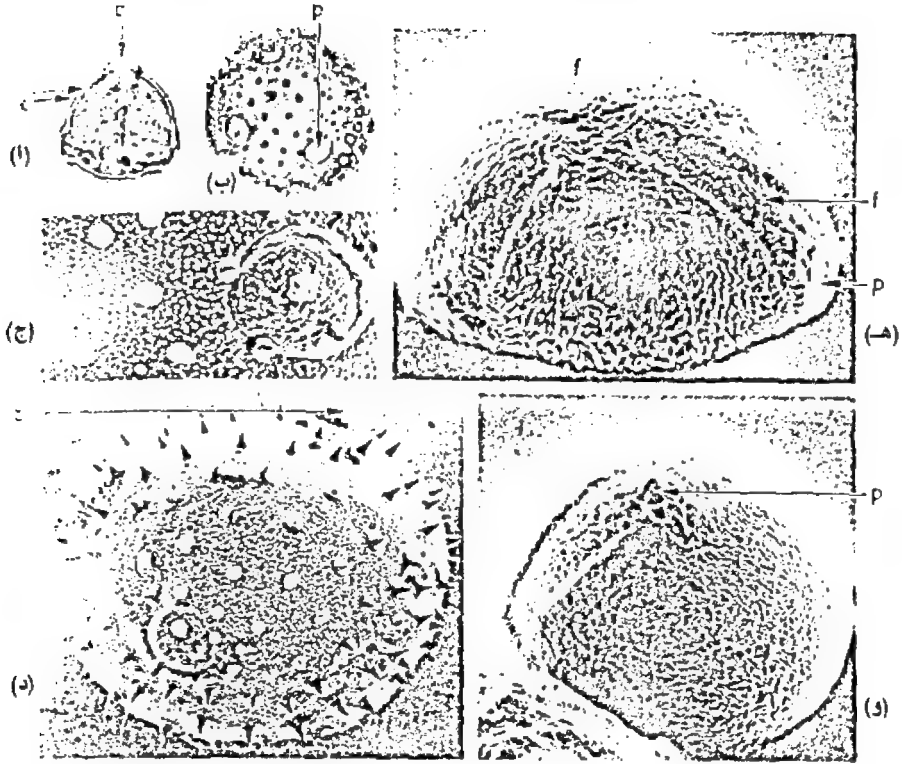
(شكل 24-6) صورة المجهر الإلكتروني لقطاع رقيق لحبة لقاح الشمندر. حبة اللقاح ثنائية الأنوية في هذه المرحلة، ونواة خضرية (vn) وخلية تناسلية مع النواة (gn) وسيتوبلازم محاط يحيط به الجدار (gw). v، حويصلة. 5000 x.

(From Hoefert, ²⁶⁰, Fig.11, p.367).

ويتكون من الشبكة الإندوبلازمية والريبوسومات المرافقة²⁶⁰. والانقسام الذي يحدث في حبة اللقاح هو انقسام متماثل، والخلية المولدة مفصولة عن الأنوية الخضرية والسيتوبلازم بواسطة جدار منحني (شكل 6-25)¹⁴. وهذا الجدار يشبه الجدار الناتج من الانقسامات غير المتساوية في الأجزاء الأخرى من النبات (قارن الاشكال 2-9 و 5-28). وفي الأركيدات، نجد أن النواتين الناتجتين عن الانقسام مختلفة في الشكل. والجدار الخارجي لحبة اللقاح الآن قد صنع بطرق متميزة الاختلاف (شكل 6-26). وربما يوجد أخدود واحد أو أكثر، ويمكن تمييز ثقب الإنبات تحت المجهر الضوئي ومجهر المسح الإلكتروني (شكل 6-26).



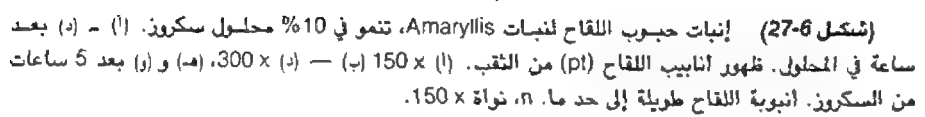
(شكل 6-25) صورة المجهر الإلكتروني لجزء من حبة لقاح الشمندر، توضح انحناء الجدار (cw) تحدد الخلية التناسلية مع نواتها (gn) وسيتوبلازم عن بقية حبة اللقاح. المنطقة الداكنة على النواة التناسلية هي جسيم الصبغة. mt، ميتوكوندريا، مجاورة لجدار الخلية. 13, 780 x.
(by courtesy of DR. L.L. Hoefert).



(شكل 26-6) حبوب لقاح الدخان والقرع. (ا) حبة لقاح الدخان، تظهر في القطاع البصري للمجهر الضوئي، يوضح exine (e) و intenie (i) والثقوب الجرثومية الثلاث (p). قارن (م) و (و) $485 \times$. (ب) حبة لقاح القرع، كما تظهر تحت المجهر الضوئي. ثقب عديدة (p) وبعض الزخرفة على exine يمكن مشاهدتها. قارن (ج) و (د) $175 \times$. (ج) جزء من الجدار الخارجي لحبة لقاح القرع، كما تظهر تحت مجهر المسح الالكتروني. جزء من الجدار الخارجي لمنطقة المسام ترتفع بوضوح؛ يوجد بروزان مختلفان في الجسم على الجدار الخارجي. $775 \times$. (د) كل حبة لقاح القرع كما تظهر تحت مجهر المسح الالكتروني. لاحظ المسام (p) البروزات التي تشبه العمود الفقري على الجدار الخارجي. البروزات التي تشبه العمود الفقري على الجدار الخارجي. قارن (ب) $445 \times$. (هـ) و (و) حبوب لقاح الدخان كما تظهر بالزوايا المختلفة تحت مجهر المسح الالكتروني. حبة اللقاح الرباعية الجوانب تقريباً تحتوي على ثلاث ثقوب للإينات (p) كل منها يتكون في أخذود (f). ينشق تحت الجدار الخارجي في منطقة المسام. قارن (ا) $1710 \times$. ((c) - (f) From photographs by M.S. York).

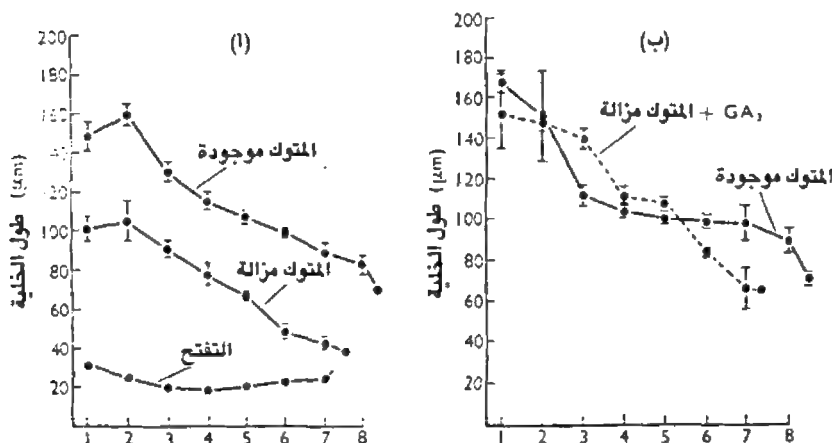
وفيما بعد، تنقسم النواة التناسلية لتعطي الأنوية الذكرية. وعند الوصول إلى سطح الميسم المناسب، تنبت حبة اللقاح معطية أنبوبة اللقاح خلال أحد ثقوب الإنبات (شكل 27-6).

وتقترح الدراسات الحديثة التي تناولت بالدراسة تركيب المواد المختلفة بواسطة



حبة اللقاح والميسم أن العلاقة بين هذه الأعضاء معقدة. وأوضحت مستخلصات مياسم عشرة أنواع نباتية مختلفة وجود العديد من المركبات. ويعتقد أن المركبات الفينولية ربما تتفاعل مع مواد النمو لتتحكم في الإنبات ونمو اللقاح، وربما تحسب لمياسم خاصة تسمح بإنبات بعض حبوب اللقاح فقط³⁵². واكتشاف عدد من أنزيمات التحلل في الجدار الداخلي لللقاح في عشرة أنواع نباتية تقترح، على التعاقب، وربما يساعد على اختراق الميسم³¹⁵. وعندما تصل إلى المبيض، يحدث الإخصاب، وتندمج أحد الأنوية الذكرية مع نواة البويضة وتندمج الأخرى مع الأنوية القطبية. وستناقش هذه الحالة بالتفصيل في فصل 8.

وأثناء حدوث هذه الحوادث المهمة في المتك، يستطيل خيط الميسم. ومثل هذه الآلية ضرورية لتؤكد وصول اللقاح إلى الميسم في الكثير من الأنواع النباتية الذاتية الإخصاب. وفي حبة البركة *Negilla* تزداد طول الخيط 5 مرات، في 16 يوماً، بواسطة انقسام الخلية وتوسعها. والمرستيم البيني موجود، ونشاطه الأساسي قريب من المكان المركزي²¹⁹. وفي التجارب التي أزيلت منها المتوك، يصل طول الخيوط إلى 59% فقط من طول الخيوط في الأسدية المتصلة، ولكن يمكن زيادتها إلى 87% بإضافة الجبرلين (شكل 6-28)²²⁰. ويتضح أن تأثيرات هذا الهرمون على توسع الخلية بدلاً من انقسام الخلية، لذلك ربما تشتمل على عامل آخر.



(شكل 6-28) تجارب على استطالة خيط سداة حبة البركة. (أ) تأثير إزالة المتوك على استطالة خلية البشرة في الخيوط. على المحور الأفقي مجموعة من 10 خلايا على طول الخيوط عند وقت تخزين «المتوك» يظهر متوسط طول الخلية في الخيوط المتصلة وقت التفتح. تظهر المتوك متوسط طول الخلية في الخيوط المختنة من نفس الزهرة. (ب) تأثير حامض الجبرلين على استطالة الخلية في الخلية عجينة البلانولين المضاف إلى قمم المتوك - الأقل خيوطاً.

(From Greyson and Tepfer, ²²⁰ Figs.3 and 8, pp.973 and 975).

تكوين الكرابل والبويضات

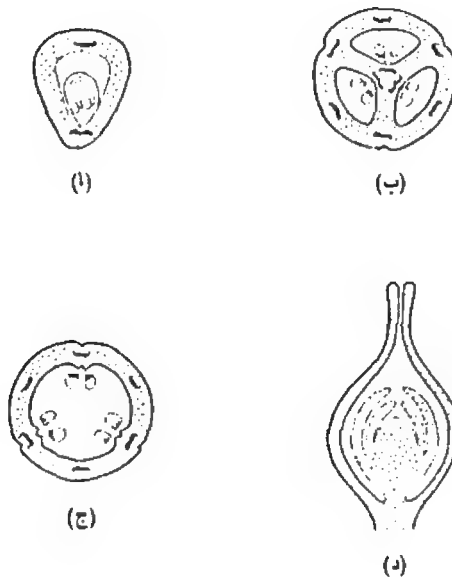
(Development of carpels and ovules)

وكما شاهدنا، في معظم الأنواع النباتية أن الكرابل تنشأ كأعضاء جانبية على المرستيم الزهري، في الغالب في أسلوب مشابه للأوراق، والقنابات والأعضاء الزهرية الأخرى.⁵⁵⁰ و⁵²⁴ وفي أغلب الأنواع لا يستعمل المرستيم الزهري كلية في تكوين الكرابل⁴⁹، ولكن في بعض الأنواع تتكون كربلة واحدة تشغل المكان الطرفي وفي حالة نبات *Drimys lanceolata*، الذي يحتوي على كربلة واحدة طرفية، الأمر مهم جداً من هذه الناحية، حيث إن الأنواع النباتية التي تنتسب إليه *O. Winteri* تحتوي على العديد من الكرابل الجانبية⁵²⁴ و⁵²⁰ و⁵²⁹. والفرق الكبير في الشكل عند نضج الكرابل لهذه الأنواع يرجع إلى الفروق في النشاط الخلوي. وفي كرابل معظم الأنواع يحدث في الغالب النمو الحافي والعلوي⁴⁹ و¹⁵⁴ و³⁰² وغالباً ما تحتوي الكرابل على ثلاثة مسارات وعائية، واحد ظهري واثنان من الأشرطة البطنية، ولو أنه لا هذا ولا تنظيماً بواسطة أي متغير له أثر⁵²⁵ و⁵²⁷. وفي الغالب تتزود البويضات بواسطة الأشرطة البطنية.

وفي بعض الأنواع النباتية، تبقى الكرابل كتركيبات منفصلة، وحامل البويضة جزء من النبات، المتاع *gynoecium*، يقال عنه سائب الكرابل *apocarpous*. وفي الأنواع الأخرى، يحدث الالتحام بين الكرابل بطرق مختلفة والمتاع متحد الكرابل *Syncarpous*. ويمكن اعتبار الكربلة على أنها تتكون من ثلاثة أجزاء، القاعدة والجزء الذي يحتوي على البويضة، ويسمى المبيض *Ovary*، وقلم السمة *style* والميسم *stigma*. والميسم هو المنطقة الذي تتكون عليه حبوب اللقاح؛ وتنمو أنبوبة اللقاح إلى قلم السمة ثم إلى المبيض.

وحتى في الأنواع النباتية التي تحتوي على كربلة واحدة، مثل قرن البازلاء، تلتحم حواف الكربلة معاً مكونة تدريز *stutute*. وفي المتاع المتحد الكرابل، ربما يحدث الاندماج في منطقة المبيض، تاركاً المياسم والأقلام حرة، أو ربما تتحد أيضاً مكونة تركيباً مفرداً تقريباً. واتحاد الكرابل ربما هو ناتج عن النمو المنطقي، عندما يدمج تمركز النمو المستقل في الطور المبكر من النمو وينشغل كل المحيط في النمو العمودي (الاندماج الخلقي أو الفطري)، أو ربما يحدث الاندماج بين الكرابل المنفصلة بطرق مختلفة أثناء التطور العرقي (الاندماج ما قبل الفطري)¹²¹. وإذا طويت الكربلة قبل اتصالها، نجد أن المبيض يحتوي على فراغات عديدة أو حجيرات *locules*؛ وإذا لم يحدث الطي، يتكون المبيض من حجرة واحدة.

وتولد البويضات على المشيمة placenta، منطقة من النسيج تقع حيث تندمج حواف كربية واحدة أو أكثر من واحدة. وتندمج الحزمتان البطنيتان من حواف الكرابل وتزود المشيمة والبويضات. وتبعاً لمكان المشيمة، ربما تتكون أنواع مختلفة من المشائم (شكل 29-6). وأعداد المشيمة في الغالب تساوي عدد الكرابل. والمتاع السائب الكرابل يوصف في بعض الأحيان بالوضع الجداري marginal. أما المتاع المتحد الكرابل، فيوصف بالمشيمة المحورية axile placenta. وإذا تكونت المشيمة على الحواف المندمجة لنفس الكربية، وحصلت على إمدادها الوعائي من مسارات تلك الكربية (شكل 29-6 ب)؛ فذلك يعتبر مدارياً parietal، أما إذا تكونت المشيمة على الحواف المندمجة للكرابل المختلفة وحصلت على إمدادها الوعائي من الكرابل المختلفة (شكل 29-6 ح) ⁴¹⁷. فذلك لا يعتبر مدارياً وهذا التمييز ليس صارماً دائماً. وفي بعض العائلات، تولد البويضات على نسيج العويميد المتكون من قاعدة المبيض (وضع مشيمي مركزي سالب free central placenta)، أو توجد بيضة واحدة في قاعدة المبيض (مشيمة قاعدية basal placentation شكل 29-6 د). ويعتقد أن هذه الأنواع تشتق في المشيمة المحورية ¹⁵⁴ و ⁴¹⁷.



(شكل 29-6) أنواع الوضع المشيمي. (أ) حافي. (ب) محوري. (ج) جداري. (د) قاعدي.
(From Puri, ⁴¹⁷ Table 1 (in part), p.60s).

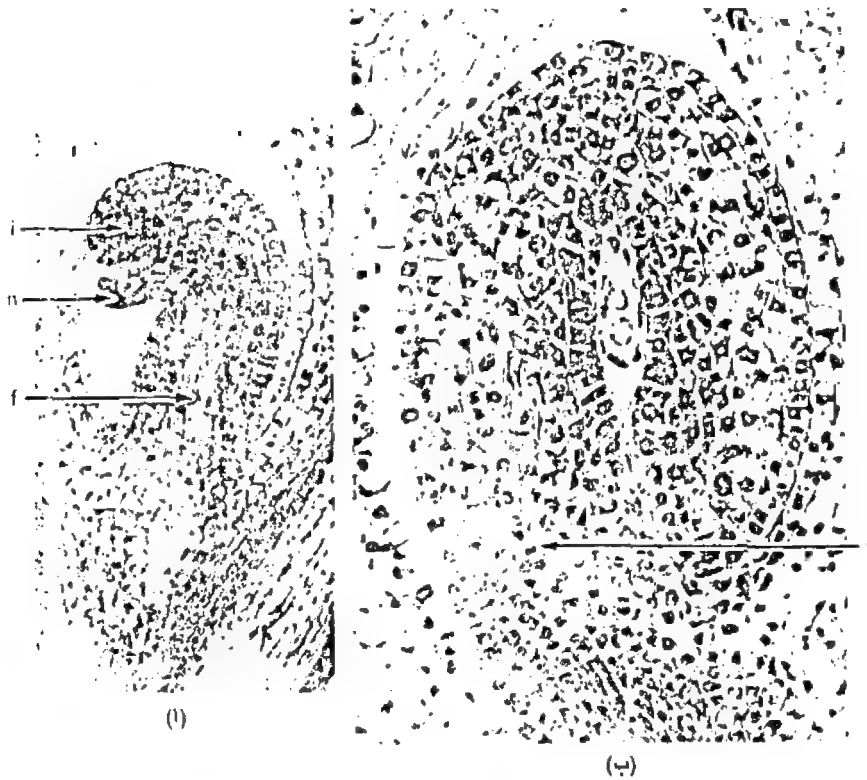
ويحتوي الميسم في الغالب على خلايا كبيرة نوعاً ما ربما تقوم بوظيفة الإفراز؛ وكثيراً ما تحمل البشرة حليمات أو زوائد صغيرة. وفي مركز القلم يوجد نسيج متخصص، ومنطقة متخصصة من بشرة الحليمات¹⁵⁴. وهذا النسيج يسمى نسيج التوصيل أو نسيج النقل Transmitting tissue، ويكون مسار أنبوية اللقاح. وربما يمتد فوق الساق أو الحبل السري للبويضة وهذه المناطق المتخصصة للقلم والميسم من الواضح أنها تملك الحل لبعض الأنواع المتنافرة. على سبيل المثال، في بعض أنواع أو أصناف النباتات ربما يغطي الميسم بالكيوتين؛ وربما يفتقر اللقاح إلى الأنزيمات الضرورية لتحطيم أو تكسير الكيوتين، ويكون غير قادر على الوصول إلى القلم³⁵³. ولقد قادت الدراسة المقارنة على نباتات العائلة الصليبية الذاتية - التطابق وغير الذاتية التطابق إلى الاستنتاج أن الميسم يحتوي على مادة نمو، إذا وجدت بكمية كافية، فيمكن أن تحفز التحام (أو التصاق) حبوب اللقاح بالميسم وتحفز أيضاً إنبات ونمو أنبوبة اللقاح³³¹. ولقد أوضحت دراسة التركيب الدقيق لنسيج النقل في قلم زهرة القطن أنه في منطقة واحدة للقلم تسلك أنبوية اللقاح طريقها خلال جدر الخلية، وليس بين الخلايا. وهذا المسار هو الأقل مقاومة للقلم. وفي نبات الجادوار، تحتوي خلايا القناة المركزية على نموات جدارية للداخل شبيهة بخلايا النقل⁴³².

يمكن أن يحفز إنبات حبوب اللقاح بواسطة محاليل السكر، على الأقل في بعض الأنواع (شكل 6-27)، وهذا يساعد التجارب التي تلتحق فيها البويضات اصطناعياً. بويضات الدخان التي تحتوي على جزء من المشيمة وتنمو تحت الظروف المعقمة، ثم أما تنقل إلى مزرعة نمو أنابيب اللقاح أو تترك في محلها وتزود بأنابيب اللقاح النامية. فقد تم الحصول على بذور حية²³. والبويضات المبكرة، التي تحتوي على أجزاء من مشيمة الخشخاش زرعت في المزرعة ونثرت فوقها حبوب اللقاح وفي وسط المزرعة، نجد أن اللقاح قد نبت ثم يلي ذلك الإخصاب المزدوج²⁹⁹. هذه التقنية ربما تكون مهمة في تربية النبات، وفي حالات التعقيم حيث تجب معرفة أسباب عدم التطابق في الميسم أو القلم أو المبيض، حيث إن هذه التركيبات تسلك بنشاط طريقاً جانبياً.

وستدرس عملية الإخصاب ونمو البويضة بدراسة مثال خاص، من نبات الغايول *parthenium argentatum*¹⁶⁴ الذي يتبع العائلة المركبة. وفي هذا النبات توجد بيضة واحدة موجودة قاعدياً. والبويضة في البداية قائمة، ولكن حيث إن النمو كبير في أحد الجوانب تصبح البويضة مقلوبة تدريجياً. ويطلق على هذا النوع من البويضات، البويضات المقلوبة أو المنعكسة *anatropous*. وتتكون أنواع مختلفة من

البويضات في الأنواع المختلفة. والبويضات التي تبقى عمودية تسمى مستقيمة البويضات orthotropous، أما تلك البويضات التي تنحني جزئياً، وبذلك ينحني كيس المبيض نفسه، تسمى منحنية البويضات campylotropous.

وتحتوي بويضة الغايول على الخلية الأمية للجرثومة الكبيرة megaspore mother cell في الطبقة تحت البشيرة، في أحد أطراف النيوسيلة nucellus (شكل 30-6 أ و ب). ويوجد غلاف بويضي واحد فقط في هذه الأنواع النباتية؛ وفي الكثير من النباتات يتكون غلافان للبويضة. وسويقة البويضة، التي تتصل بها بالمشيمة، تسمى الحبل السري Funicle أو الحبال السرية. وتمر الخلية الأمية للجرثومة



(شكل 30-6) نمو بويضات الغايول *Parthenium argentatum*. (أ) البويضة، متصلة بواسطة السرة (f) أو العنق، ما زال غير مقلوب تماماً. الخلية الأمية الجرثومية الكبيرة واضحة في النواة (n)، وبها طبقة مغذية واحدة (i) فوقها. 290 x. (ب) والبويضة العلوية الانحناء الآن مقلوبة. الخلية الأمية الجرثومية الكبيرة انقسمت لتكون dyad. 340 x.

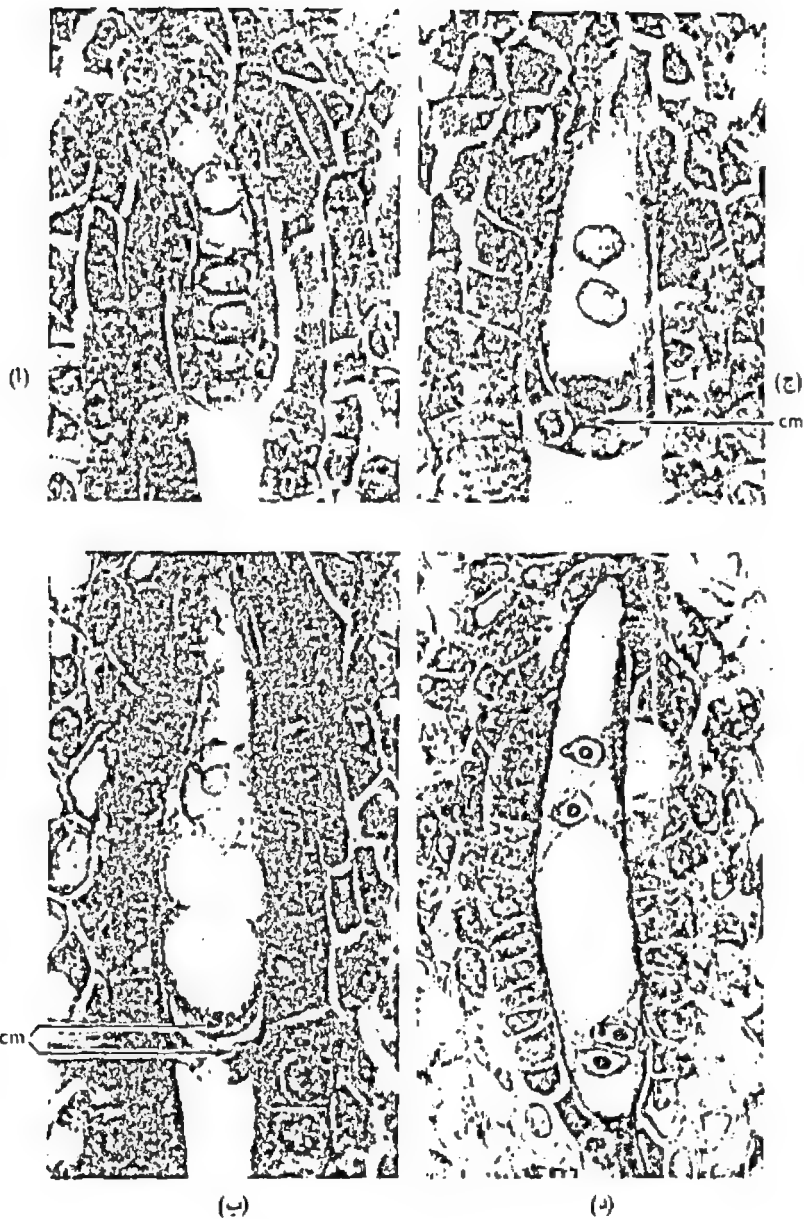
(From Esau, '64 plates 1A and 5A, pp.105 and 109).

الكبيرة بالانقسام الاختزالي وتعطى 4 جراثيم كبيرة (شكل 6-31 أ). وتعتبر الجرثومة الكبيرة الموجودة في نهاية القاعدة أكبرها وتتحول إلى كيس جنيني embryosac؛ وتسحق الجراثيم الكبيرة الثلاثة الموجودة في طرف النقيير (شكل 6-31 ب). ولقد أوضح Kaplan أن الانقسام الفتيلي الأول في نبات *Downingia* للخلية الأمية للجرثومة الكبيرة غير متساوٍ ويعطى خليتين كبيرتين عند نهاية الكلازة. وفي الانقسام الثاني تحتفظ الكلازة بتمييزها بالقيام بالانقسام قبل اشتقاق النقيير بقليل. ومن وجهة نظره فإن أهمية الانقسامات غير متساوية في عمليات التمايز عامة، وهذا يرسخ الاستقطاب أثناء انقسام الخلية الأمية للجرثومة الكبيرة وربما يكون هاماً في تحديد بقاء قاعدة الجرثومة الكبيرة.

ويتبع تحوصل الكيس الجنيني في نبات الغايول انقسام النواة. ونتيجة لتوسع الكيس الجنيني تتحطم أنوية البشرة، ويقع الكيس الجنيني في تجويف محمي بواسطة غلاف البويضة. ويحدث الانقسام النووي في الكيس الجنيني ليعطى 4 أنويات (شكل 6-31 د) ثم بعد ذلك 8 أنويات. وثلاث أنويات هي الأنوية السميطة أو الأنوية المقابلة للقطب antipodal عند طرف الكلازة للكيس الجنيني؛ ونواتان متعاونتان synergid، عند طرف النقيير ونواتان قطبيتان polar nuclei أحدهما نواة البويضة egg nucleus. وبعد الانقسام إلى 8 أنويات، تتكون جدر الخلية، وتوجد 7 خلايا كاملة التمايز في الكيس الجنيني: 3 أنويات سميطة ونواتان متعاونتان والبويضة وخلية مركزية كبيرة، تقع مركزياً وتحتوي على الاندماج أو نواة ثانوية ناتجة عن اندماج النواتين القطبيتين¹⁶⁴.

وفي غالبية النباتات، عند الإخصاب تدخل النواتان الذكريتان أنوية اللقاح خلال النقيير وتدخل إلى الكيس الجنيني. أحد اندماجات نواة البويضة، والزيجوت الناتج المزدوج الصبغيات يتكون فيما بعد في الجنين؛ وتلتحم الأخرى مع نواة الاندماج، لتكون نواة ثلاثية الصبغيات، نواة الأندوسبرم الابتدائية Primary endosperm nucleus، التي تنقسم لتعطي الأندوسبرم. ولم يثبت بعد قدر سيتوبلازم الخلايا الذكورية. وسندرس هذه الحالات ثانية في فصل 8.

وتنمو البويضة المخصبة إلى بذرة، كما يتحول غلاف (أو أغلفة) البويضة إلى قصره أو غلاف البذرة، وتصبح النيوسيلة (وتتأبر في أنواع إنباتية قليلة نسبياً) النسيج المغذى الذي يسمى غلاف البذرة، وينمو الأندوسبرم والجنين كما سبق ذكره. ويكون البيض الفاكهة أو الثمرة. وسيدرس تركيب الفواكه الناضجة والبذور في الفصل اللاحق، وفي نمو الجنين في فصل 8.



(شكل 6-31) قطاع عرضي لأجزاء التيسيلة والطبقة المغذية للغايلول (انظر أيضاً شكل 6-30)
 (ا) الخط المستقيم للحواظ الجرثومية الرباعية (4) تكون بواسطة الانقسام الفتيلي للخلية الأمية الجرثومية
 الكبيرة. (ب) كيس جنيني وحيد الأنوية؛ بقايا لحواظ الجرثومية الكبيرة الثلاثة. (د) كيس جنيني رباعي
 الأنوية. طبقة واحدة من الخلايا المغذية تحد الكيس الجنيني. (a) — (c) 890 x؛ (d) 5609 x.
 (From Esau, ¹⁶⁴ Plates 2E, 3D, F and 4C, pp.106, 107 and 108).

وفي بعض الأنواع النباتية، يمكن أن تؤثر المعاملات المختلفة على نمو الأسدية أو الكرابل وكذلك جنس الزهرة. هذه التجارب مهمة، حيث إنها من الواضح تسبب في تحويل آليات النمو. وهذا ربما يحدث على مستوى منشأ الزهيرات الصغيرة نفسها، أو على أعضائها الجانبية. وفي أنواع الحلفاء، على سبيل المثال، يحدث نمط منتظم من تكوين الأزهار المذكرة أو المؤنثة، يختلف في كل نوع. وفي نورة الحلفاء، يوجد نوعان من المرستيمات في الأول: منشأ الزهرة المذكرة ومنشأ السنبل المؤنثة. ويمكن أن تنمو الأخيرة إما كسنبل جانبية أو كزهرة مؤنثة. وتشير المعاملة بإندول حامض الخليك وثلاثي أيود وحامض البنزويك والكينتين إلى أنه في وجود المستويات العالية من الأكسين والكينتين والسنبلات الجانبية تميل إلى النمو؛ وفي وجود المستوى العالي للأكسين والمستوى المنخفض من الكينتين، تتكون السنابل المؤنثة؛ وعند المعاملة المنخفضة من الكينتين، تتكون السنابل المؤنثة؛ وعند المعاملة بالتركيز المنخفض للأكسين والتركيز العالي للكينتين نجد أن تكوين الأزهار المذكرة هو السائد⁴⁷⁷. وباستعمال المعاملات المختلفة، يتم تحفيز تكوين الأزهار المذكرة وكذلك السنابل المؤنثة.

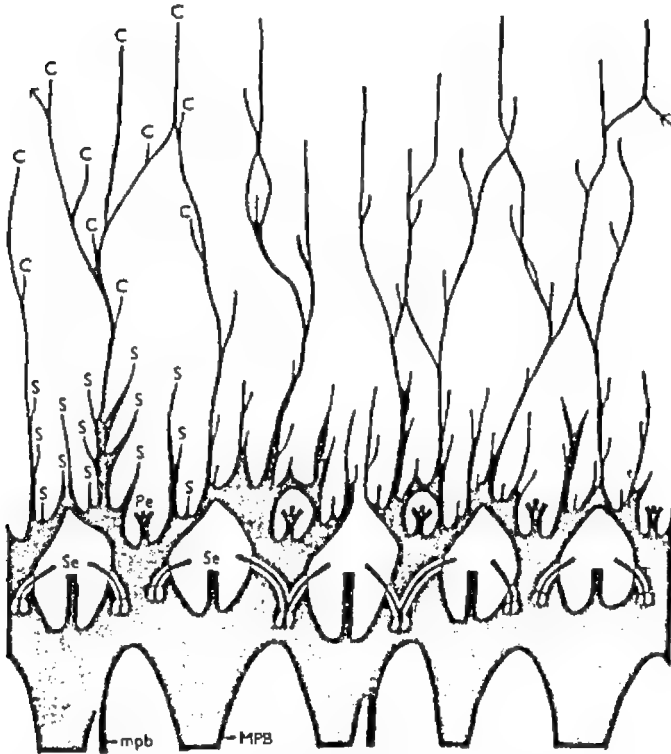
وفي الأزهار الخنثى، يمكن تحفيز نمو المبيض (وكذلك الكاس) بالمعاملة بنفتالين حامض الخليك، وتخدم الأسدية والتويج إلى درجة معينة²⁴⁷. وهكذا نجد أن مستوى الأكسين يؤثر على النمو النسبي للأعضاء الزهرية المختلفة. وفي الأعضاء الأحادية المسكن للعائلة الصليبية، مثل اليقطين، الذي تتكون فيه أسدية الأزهار في العقد العديدة الأولى، والذي يرضع (أو ينتر) فيما بعد بالأزهار المتاعية، ومعاملة النباتات بالأكسين تؤدي إلى التكوين المبكر جداً للأزهار المتاعية، وانتقائياً يمكن للأكسين أن يحفز تكوين الأزهار المتاعية²⁴⁷. وفي القرع، تؤدي المعاملة بمنظم النمو إثيريل إلى نمو الأزهار المؤنثة من البداية، بدون تكوين الأزهار المذكرة⁴⁶⁸. الأكسين المضاف إلى البراعم المقطوعة للقرع في المزرعة المعقمة يمكن أيضاً أن يحور في نموها¹⁹⁶.

وهذه الدراسات والدراسات الأخرى على التعبير الجيني، التي روجعت في مكان ما¹²⁵،²⁴⁹،³⁸⁵، توضح أن نمو الأعضاء الزهرية يمكن تحويرها بسهولة هرمونياً. وهذا يتناقض مع وجهة النظر، التي سبق تلخيصها، وأن هذه الأعضاء ربما تكون نتيجة للتعبيرات المتغيرة للحالة الكيموحيوية لقمة الزهرة، ومن المحتمل تنشيطها بنزع كبح الخطوات المتتابعة للجينات.

(Vascular System)

النظام الوعائي

إذا كان النظام الوعائي للغصن الورقي معقداً، فمن المتوقع أن تكون الأغصان الزهرية أكثر تعقيداً. وتوجد الاشرطة الوعائية في تزامن مع الاعضاء الجانبية المتعددة وتحتوي البتلات والكرابل والسبلات على ثلاثة مسارات أما الاسدية فلها مسار واحد؛ ولكن هذا يختلف من نوع إلى آخر. والبتلات ربما تحتوي على شريط واحد ليتفرع إلى ثلاثة فروع. وتظهر السبلات والبتلات في الغالب نظام التعرق المعقد المشابه لنظام الورقة. والنظام الوعائي لزهرة الحوذان ينتشر في خط واحد كما هو واضح في شكل 32-6. وتحدث تباينات هائلة في كل من القطاعات الدائرية لقرص الزهرة لنفس الانواع⁵⁰⁰ وفي الانواع المختلفة. والنظام الوعائي لزهرة الحور³⁷⁰، يعطي مثلاً آخر للتعقيد المزامن للاعداد الكبيرة للأجزاء الزهرية.



(شكل 32-6) رسم تخطيطي يوضح الاسطوانة الوعائية لنخت الحوذان مشقوق طولياً وينتشر خط واحد اثار الزوائد الزهرية مفصصة كما يلي: C، كراابل؛ MPB حزمة رئيسية للشعراج Mbp، حزمة فرعية للشعراج . pe ، بتلات؛ اسدية؛ se سيلات.

From tepfer, ⁵⁰⁰ Fig. 39, p. 563. Originally published by the University of California Press; re-printed by permission of the Regents of the University of California).

(Fruits and Seeds)

الفواكه والبذور

لقد شاهدنا في فصل 6، أنه بعد الإخصاب ينمو المبيض إلى فاكهة والبويضة إلى بذرة. واثناء هذه العمليات تحدث في الغالب نموات وتطورات هائلة. وفي الخصوص، الكثير من الثمار التي تؤكل (وبعض البذور) تصل إلى حجم كبير. ويعتقد أن هذا يفرض إقبالاً وافراً على إمداد الأوعية الأصلية إلى الكرابل. ويتضح أن هناك اهتماماً قليلاً بهذا المظهر من نمو الفاكهة، إلا أن هناك وصفاً لأوعية إمداد الفاكهة. وتحدث تغيرات فسيولوجية هائلة في نضج الفاكهة. تصل ذروتها في ارتفاع التنفس الذي يعرف بالمرحلة الحرجة climacteric، ويتضح أن التغيرات التشريجية المرافقة أهملت إلى حد ما. وفي الجزء اللاحق ستدرس بعض التغيرات التي تحدث في أنسجة التفاح.

وفي الغالب يحدث تناقض في تركيب فواكه وبذور الانواع النباتية المختلفة. حيث إنه من الصعب إعداد وصف عام، وسوف نعطي أمثلة قليلة لتركيب كل منها. وعموماً، اختيرت بعض الأمثلة الاقتصادية الهامة.

(Fruits)

الفواكه

يمكن تقسيم الفواكه إلى عدة أنواع. على سبيل المثال، ربما تكون الفواكه جافة أو لحمية، ومتفتحة أو غير متفتحة، وأحادية الكريلة أو سائبة الكرابل أو متحدة الكرابل. وفي الفواكه اللحمية ينمو غلاف الثمرة، من جدار المبيض، في الغالب ضرورياً؛ ويتكون من المنطقة الخارجية، غلاف الثمرة الخارجي epicarp، والمنطقة البرنشيمية المتوسطة، وغلاف الثمرة الوسطى mesocarp، والداخلية غلاف الثمرة

الداخلي endocarp، الذي ربما يكون صلباً ومتحجراً. وفي الفواكه الجافة يحتوي غلاف الثمرة في الغالب على نسبة عالية من النسيج الاسكرنشييمي. وبما يسمى بالفواكه الكاذبة، مثل التفاح أو الفراولة، نجد اشتراك أجزاء من الزهرة بدلاً من الكرابل التي تشترك أيضاً في نمو الفاكهة.

وعلى النقيض من البذور، نجد أن تشريح الفاكهة في الغالب لا يستعمل كصفات تصنيفية. وتشير دراسة مجهر المسح الالكتروني لبعض فواكه العائلة الخيمية إلى أن هذا المستوى من التكبير لبعض الصور المجهرية للسطح ربما يعطي ميزات تصنيفية مهمة²⁵⁶.

ويشتمل نضج الفاكهة في الغالب على التغير في اللون، مثل التغير من الأخضر إلى الأحمر أو الأصفر في أصناف الطماطم. وأثناء هذه العملية تتطور البلاستيدات الخضراء إلى بلاستيدات ملونة. وفي الغالب تختفي تاليكويدات الجراننا ولا يحدث تجمع لصبغة الليكوبين⁴³³، وفي الخطوط الوراثية للطماطم، تتزامن الفروق في الكاروتينات مع الفروق الواضحة في التركيب الدقيق للبلاستيدات²⁴². وفي الغالب يمكن تعجيل عمليات النضج بمعاملة الفواكه بالأنيلين أو بمنظم النمو الجديد إتريل، الذي يشابه الإثيلين في تأثيره²⁶⁸.

(Growth of Fruits)

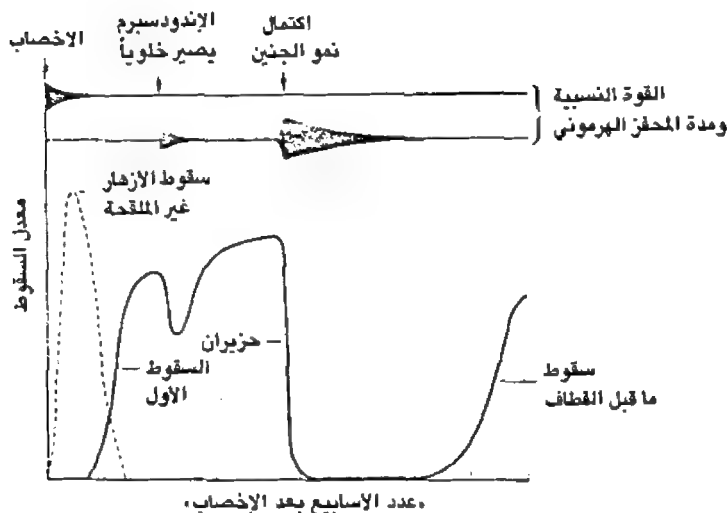
نمو الفواكه

وكما أشر في السابق، فإن الكثير من الفواكه التي تؤكل تمر بنمو واضح أثناء تطورها العرقي. وهذا النمو ربما يرجع إلى تأثيرات التلقيح. ويعتقد أن أنبوبة اللقاح تفرز إنزيماً قادراً على تحويل الترتوفين إلى هرمون نشط. وكلما نمت أنبوبة اللقاح تحت في القلم يتم تركيب الهرمون الذي ربما ينتشر في المبيض ويحفز نموه²²⁶. وفي بعض الأحيان، ربما تمر الفواكه الناضجة بهذه الطريقة بدون إخصاب، والفواكه اللاتلقحية (أو التوالد العذري أو البكري) غالباً ما تحفز تجارياً بمعاملتها بالهرمونات المختلفة. وهذه الظاهرة نوقشت بالتفصيل في مكان ما³³⁰. ومنذ حوالي 30 سنة أوضح Nitsch³⁶² أن أزهار الطماطم غير الملقحة النامية في المزرعة المعقمة يمكن تحفيزها لتكون فواكه يزيد قطرها عن 150% إذا عوملت بالأكسين.

وعادياً، يبدأ النمو في البويضات الملقحة ويمتد إلى المشيمة وإلى جدار المبيض. ونمو السيئوسيلة ربما يحفز بواسطة الأكسين المزامن للتلقيح³³⁶. ولكي تنمو بعض الفواكه، تحتاج فقط إلى التحفيز البدئي الناتج عن التلقيح، ولكن الفواكه الأخرى، مثل التفاح تحتاج إلى زيادة إضافية للهرمونات التي من الواضح أنها تأتي من

البذور الفتية، وربما من نموات الجنين والإندوسبيرم²²⁶،³³⁶. والوظيفة الثانية لهذا الهرمون هي منع سقوط الفواكه. وتأثيرات الأكسين وتكوين طبقة الانفصال في الأوراق نوقشت في فصل 5.

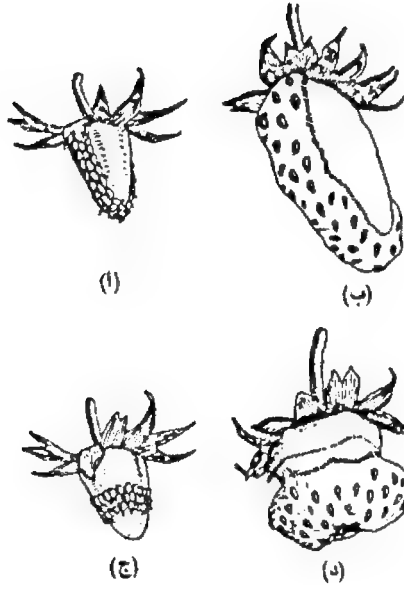
والعلاقة بين إنتاج الأكسين، ونمو الفاكهة وسقوطها في التفاح موضحة في شكل 1-7.



(شكل 1-7) العلاقة بين المحفز الهرموني الداخلي على فترات سقوط الفاكهة في التفاح. الحالات التطورية العرقية في الفاكهة النامية.

(From Luckwill, ³³⁶ Fig. 8-3, p 228. Copyright 1959, The Ronald Press Company, New York).

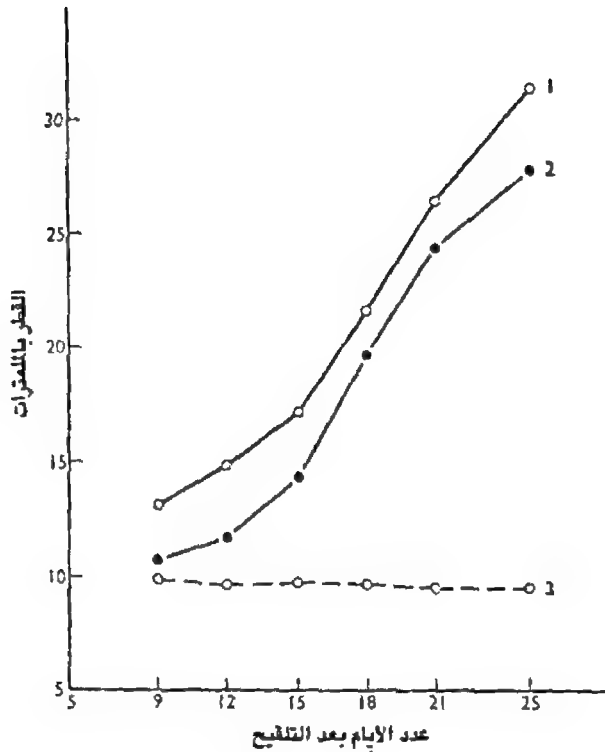
وفي الفراولة، تتكون الفواكه التي تؤكل أساساً من نسيج تحت الزهرة، ولكن هذا النسيج يجمع السكريات التي تشبه الفاكهة اللحمية الحقيقية، وأيضاً تحفز على النمو بالأكسين. وفي تجارب فواكه الفراولة النامية تبين أنه إذا أزيلت كل الفقيرات التي تولد على تحت الزهرة، وتحتوي كل منها على بويضة واحدة، أربعة أيام بعد التلقيح أو فيما بعد، يتوقف نمو التخت تماماً، إذا تركت بعض الفقيرات، ويبدأ النمو المتمركز للتخت (شكل 2-7). وإذا أزيلت الفقيرات 9 أيام بعد التلقيح وأضيف الأكسين في عجينة الأنولين إلى تحت الزهرة، تنمو الفاكهة، ولكن إذا أضيف



(شكل 2-7) تأثير الفقيرات على نمو فاكهة الفراولة. (أ) تتركب ثلاثة صفوف من الفقيرات على الفاكهة الفتية، والتي نمت إلى تركيب طويل مفلطح (ب). (ج) تركت ثلاثة صفوف أفقية على الفاكهة، التي نمت إلى تركيب قصير وسميك (د). في كلتا الحالتين حفز التخت في المناطق التي تركت فيها الفقيرات.
(From Nitsch, ³⁸¹ Figs. 2 and 4, p.214).

اللانولين بدون الأكسين، فإننا نجد أن الفاكهة لا تنمو (شكل 3-7). وتوضح معاملات الاستخلاص وجود كميات كبيرة من الأكسين في الفقيرات، وعدم وجوده في التخت نفسه ³⁸¹. وهنا أيضاً يكون نمو الفاكهة استجابة إلى الأكسين الناتج في البذور النامية. ويتميز نمو الفواكه الحجرية بثلاثة أطوار ⁵³⁰. في الطور الأول يزداد القطر بسرعة؛ وفي الطور الثاني فإن النمو بطيء نسبياً؛ وفي الطور الثالث تكون فترة النمو السريع للنضج. وحيث إن نموات الجنين سريعة أثناء الطور الثاني فقد اقترح أنه في هذا الوقت ربما يتنافس بنجاح مع النسيج اللحمي للطبقة الوسطى للغلاف الثمري للأكسين الذي ينتجه الإندوسبرم. وإضافة الأكسين لفواكه المشمش أثناء هذا الطور تزيد من نمو الفاكهة إلى درجة ما ¹¹⁴.

والسؤال الذي يمكن أن يطرح، ما هو تأثير مواد منظّلات النمو في لغة التشريح؟ وبالطبع، معلوماتنا في هذه النقطة ضئيلة. ويشتمل نمو الفاكهة على كل من انقسام الخلية وتوسعها، وأهمية كل منهما تختلف مع الأنواع ومرحلة النمو. ومن المحتمل، أن مواد النمو يجب أن تتحكم في مدى ربما في خطوط انقسام الخلية وتوسعها في

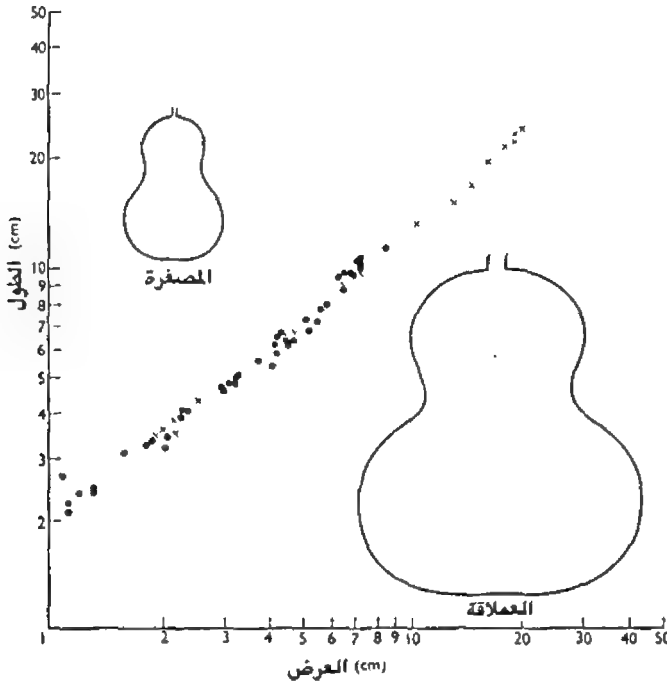


(شكل 3-7) منحنيات النمو لثلاث فواكه من الفراولة. 1. الكنتريول، الفاكهة متصلة. 2. أزيلت كل الفغيرات في اليوم التاسع بعد التلقيح وأضيفت عجينة اللانولين التي تحتوي على 100 جزء من المليون من [B] - نفتالين حامض الخليك. 3. عوملت الفاكهة كما في 2 ولكن أضيفت عجينة اللانولين. (From Nitsch, ³⁸, Fig. 5, p.215).

الفواكه النامية. وعلى الرغم من الضرورة الماسة لدراسة لاحقة، تشتمل على تحكم دقيق للبحوث التجريبية، إلا أن دراسات Sinnott ^{469 - 473} على فواكه اليقطين مهدت بداية جيدة.

درس Sinnott التحكم في حجم وشكل وفي إثارة ترتيب الشكل الغريب لليقطين والقرع العسلي التي تتبع جنس *Lagenaria* و *Cucurbita* في عائلة القرعيات. وجد ⁴⁷³ أن تلك السلالات القرصية الشكل والدائرية الفواكه تختلف بواسطة جين واحد فقط، يعمل في المراحل الأولى للنمو. وفي ثمار الطماطم (العائلة الباذنجانية)، أيضاً، الجينات المسؤولة عن الشكل من الواضح أنها تعمل في الطور المبكر جداً للنمو، وتؤثر على خطوط انقسام الخلية ²⁶¹. وانفصال عوامل الطول - العرض لأسس فواكه اليقطين حادة بمقارنتها إما بالطول أو العرض، مما يقترح أن الشكل

نفسه هو الصفة التي تقع مباشرة تحت التحكم الجيني. وبواسطة تقاطع الأقراص - الدائرية المتعددة، وجد Sinnott⁴⁷³ أنه طالما حجم الفاكهة قد تحدد بواسطة سلسلة من تضاعف الجينات، وفرق الشكل يعتمد على جين واحد يورث مستقلاً عن الحجم. وليس من السهل تخيل كيفية تحكم الجين في الشكل، ولكن أبحاث Sinnott أعطت بعض الأدلة، في الفواكه الطويلة النحيفة، أنه تحدث الزيادة في الطول أسرع من العرض ولكن بمعدل ثابت نسبياً. وفي القرع القاروري، يزداد العرض أسرع من الطول، والفرق في الشكل يعتمد على الفرق في معدلات النمو النسبية. وكيفما كانت السلالات «صغيرة» و«عملاقة» للقرع - القاروري فإننا نجد أن معدل النمو النسبي متساو وأن شكل السلالتين عند النضج مختلف بسبب الفرق في مدة النمو، مفضلاً ذلك على المعدل. وحيث إن العرض يزداد أسرع من الطول، وتنمو الفواكه مفلطحة بالزيادة في الحجم والنضج وتختلف الفواكه منها «العملاقة» في الشكل من النضج ومنها فواكه «صغيرة» (شكل 4-7). وتعتمد الفروق في شكل الفاكهة أساساً في



(شكل 4-7) النمو النسبي في الطول والعرض من القرع «القاروري»، المرسوم كوغرتمياً، تسقط النقاط على طول الخط المستقيم. يزداد السمك أسرع من الطول، ولكن المعدل النسبي للنمو متساو في السلالات المصفرة (نقاط) والعملاقة (نقاطات).

(From Sinnott, ⁴⁶⁹, Fig. 2, p.250. Copyright by the University of Chicago press).

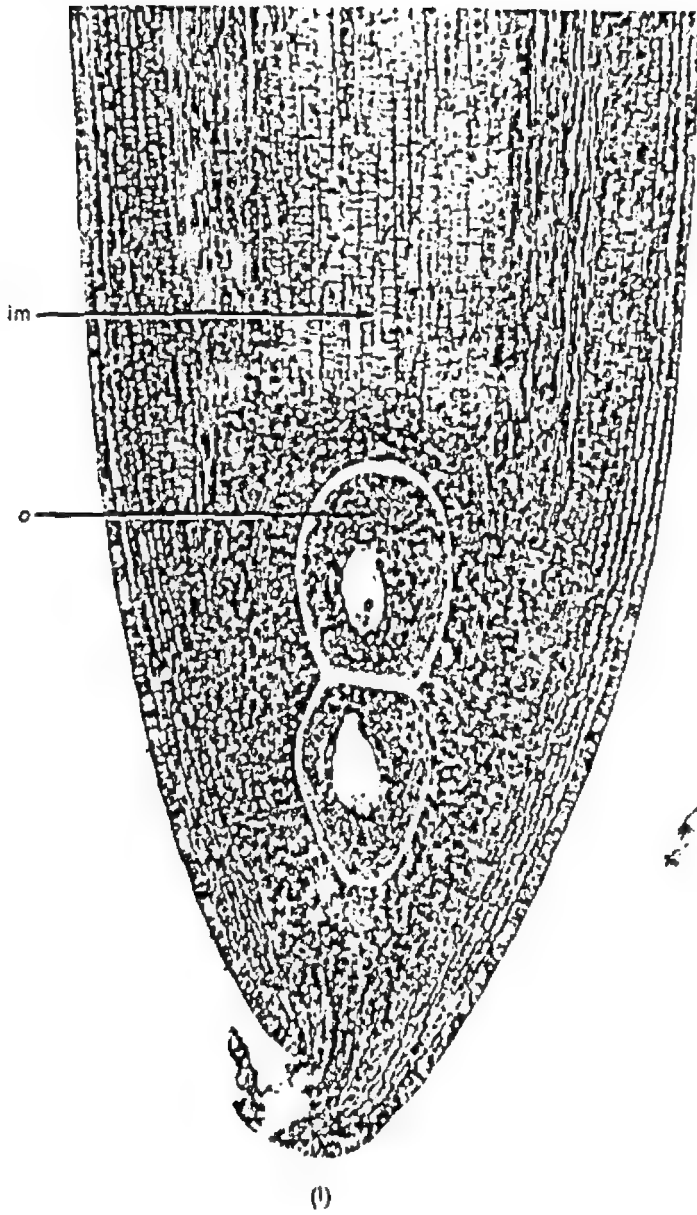
الأعداد النسبية للخلايا على طول المحاور المختلفة، وبذلك يجب أن تشترك جينات التحكم في خطوط انقسام الخلية⁴⁶⁹. والتحليل المتأخر في توجيه الانقسام الفتيلي، وفي خطوط انقسام الخلية، أوضح العلاقة الوطيدة بين هذا وتوجيه نمو الفاكهة⁴⁷¹. وفي الغالب ترجع الفروق في حجم الفاكهة إلى الفروق في كل من أعداد الخلية وحجمها. ويتوقف انقسام الخلية للأنسجة الأبعد للفواكه أسرع من الأنسجة الأقرب إلى المحيط، ولكن أوضحت زيادة أسرع في حجم الخلية أثناء فترة الانقسام الفتيلي. وتكوين الجدر الثانوية للخلية هو أحد العوامل التي تحدد تمدد الخلية؛ مكونة الخلية الأقل تمدداً وتميل لتصبح صلبة وخشبية عند النضج، بينما الفواكه ذات التمدد الكبير نسبياً للخلية، مثل البطيخ، تميل للبقاء ناعمة⁴⁷⁰. وفي سلالات الفواكه - الكبيرة للقرعيات كل قسم من دورة النمو أطول مدة من الفواكه - الصغيرة، ويقترح أن الجينات التي تتحكم في حجم الفاكهة ربما تتحكم في كمية المواد الضرورية لنمو الفاكهة⁴⁷². وبوضوح، يوجد مجال وافر لدراسة تأثيرات الهرمونات المختلفة على التحكم في انقسام الخلية وتمدها في الفواكه النامية.

والمثال الهام لاستطالة سويقة الفاكهة، ناتج عن نشاط المرستيم البيني، الذي يشاهد في الحامل المؤنث للقول السوداني (انظر فصل 3)²⁶⁹. ويقع المرستيم البيني مباشرة تحت الفاكهة (شكل 5-7 أ)، ويقود نشاطه إلى تكوين تركيب طويل، والنمو السفلي لحامل المؤنث (شكل 5-7 ب) ينتج عنه دفن تدريجي للفاكهة النامية تحت سطح التربة. وتشير الدراسة الحديثة إلى أن الحامل المؤنث في العقد العلوية للنبات، الذي عادةً لا يكون قروناً، يمكن حثه على ذلك وعلى الاستطالة بواسطة الحامل المؤنث خلال قماش رقيق منقوع في الجبرلين¹³. ومن الواضح أن الجبرلين يستخدم في حث النمو البيني لهذا النوع (انظر أيضاً فصل 3).

(Fruit abscission)

انفصال الفاكهة

يعتبر سقوط الفاكهة مصدر تلف مهم في تجارة الفواكه، وهكذا انفصال الفاكهة يتحمل بعض المهام الاقتصادية. والعملية العامة للانفصال قد نوقشت في فصل 5. ومنذ ثلاثين سنة وصف Barnell تكوين منطقة الانفصال في سويقة أو عنق فاكهة المانجو *Mangifera indica*، وكثيراً التمساح *Persea americana*. ومن المهم ملاحظته هنا، كما في سقوط الأوراق، أن التيلوز يوجد بوفرة في الخشب. وفي كثير التمساح، يحدث الانفصال عند الصفیحة الوسطى للخلايا. ولقد أشار Barnell إلى أن سقوط الفاكهة يحدث كطور عادي في التطرية (أو التليين) التدريجية لنسيج الفاكهة أثناء الأطوار المتأخرة من النضج. ويشتمل طور النضج على تحلل أو فساد



(شكل 5-7) نمو حامل مانت الفول السوداني. (ا) قطاع طولي لقمة حامل المانت. بيضتان (O) توجد في الفاكهة النامية؛ يوجد المرستيم البيني (im) بوضوح مباشرة في قاعدة الفاكهة. $75 \times$. (ب) العقدة المقطوعة وزهرتان وحامل المانت يتجه إلى أسفل. $1.5 \times$.

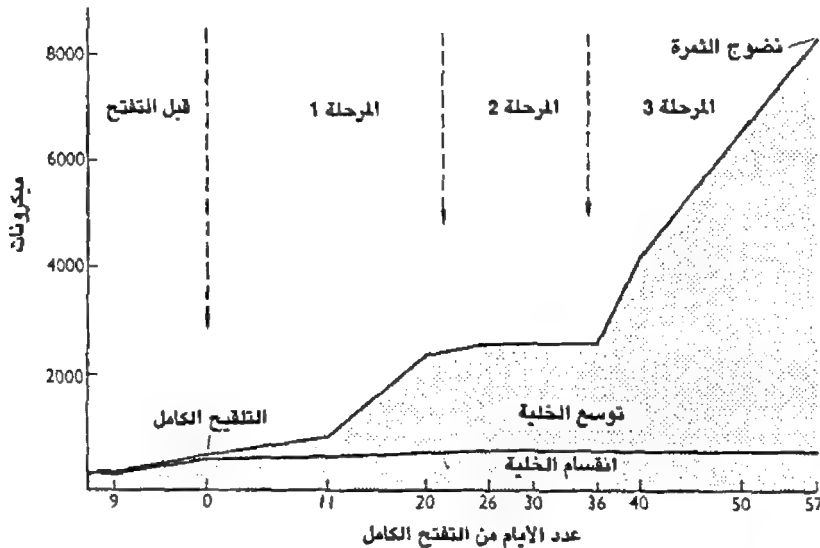
الصفیحة الوسطی المسؤولة عن فصل الفاکهة. وعنق الفاکهة، الذي یبقى على الشجرة، یفصل بعد ذلك بتكوين منطقة الانفصال، المشابه لما یحدث فی الورقة.

وسقوط الفاکهة قد نوقش ثانية فی مکان ما³³⁰. ولقد أوضحت الدراسة الحديثة على فواکه القطن أن المواد المحفزة للسقوط، هی حامض الأبسیزیک والجبرلین، عالیة جداً فی الفواکه الفتية، ثم تتناقص تدريجياً. ویتطابق النشاط الأعلى لهذه المواد مع فترة السقوط الأعلى للوزة القطن غیر الناضجة⁴⁷⁹. وهكذا، فمن الواضح أن هذه الهرمونات لها تأثير مهم على سقوط الفاکهة غیر المرغوب فیها فی المراحل المبكرة من النمو.

ترکیب ونمو الكرز الحامضي

(Structure and growth of the sour cherry)

وکما سبق ذكره، إن الكرز والفواکه الحجرية الأخری تحتوي على ثلاث مراحل واضحة من النمو. وغالبية الزيادة فی الحجم أثناء النمو نتیجة لتوسع الخلية (شكل 6-7). والانقسام الفتيلي لا یوجد فی منطقة الغلاف الوسطی بعد الیوم العاشر من

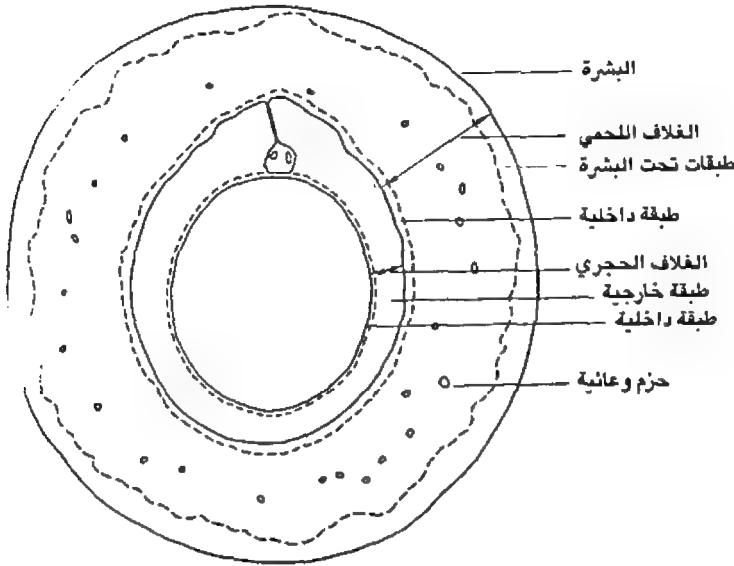


(شكل 6-7) الزيادة فی سمك غلاف ثمرة الكرز فی مرحلة ما قبل تفتح الزهرة إلى نضج الفاکهة، توضح الكمية النسبية للنمو الناتج عن انقسام الخلية وتوسعها.

(From Tukey and Young, ⁵³⁰ Fig.8, p.745. Copyright 1939 by the University of Chicago. All rights reserved).

الإزهار الكامل، ويتوقف الانقسام في الغلاف الداخلي في منتصف الطور 11⁵³⁰. وتركيب فاكهة الكرز بعد 40 يوماً من الإزهار الكامل موضح في شكل 7-7. والوصف اللاحق أخذ من دراسات Tukey و Young⁵³⁰.

وتتكون قشرة الكرز من البشرة وطبقات تحت البشرة، وطبقة تحت البشرة عبارة عن نسيج كولنشييمي. وغلاف الثمرة اللحمي، أو الغلاف الوسطي، يشتمل على طبقة داخلية برنشيمية رقيقة الجدر وطبقة محيطية من برنشيمة كبيرة. والغلاف الثمري الحجري، أو غلاف الثمرة الداخلي، أيضاً يتكون من طبقات داخلية وخارجية. وفي الطور المبكر لنمو الفاكهة فإن المنطقة الحجرية المستقبلية، التي تنمو من مجموعة متميزة من الخلايا، تتكون من خلايا أصغر من الجزء اللحمي. وكنتيجة للانقسام السريع قبل التزهير، يصل سمك الطبقة الداخلية إلى حوالي 4 خلايا والجزء الخارجي يصل سمكه إلى 10 خلايا. ويزداد حوالي 5 مرات أثناء الطور الأول، وجدر الخلية يزداد سمكها وصلابتها أثناء الطور الثاني. وتتقدم صلابة جدر الخلية قاعدياً. ومعظم الخلايا عبارة عن نسيج سكلارنشييمي عند وقت نضج الفاكهة.



(شكل 7-7) قطاع عرضي لثمار الكرز 40 يوماً بعد التفتح الكامل للزهرة، توضح التركيبات المختلفة الموجودة.

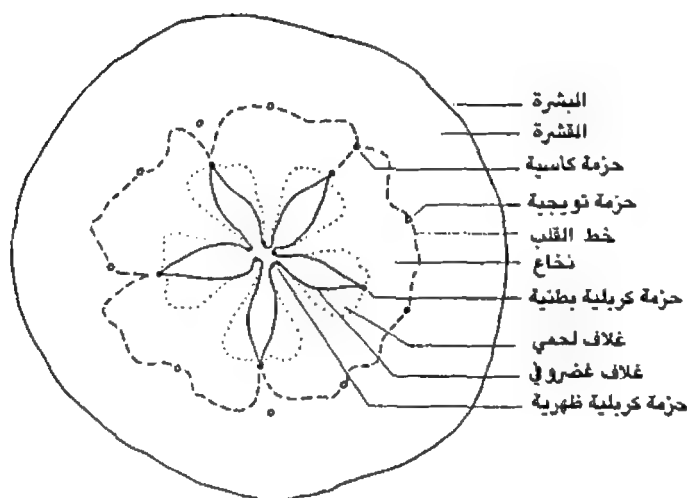
(From Tukey and Young, ⁵³⁰ Fig. 2H, p.729. Copyright 1939 by the University of Chicago. All rights reserved).

وتحدث الزيادة في قطر منطقة الغلاف الوسطي أساساً في طور ما قبل الإزهار والجزء المبكر من الطور الأول، وبعد نهاية الطور الأول لا يحدث انقسام خلوي ثانية، باستثناء المنطقة الأقرب من الغلاف الداخلي، وفي البداية، يقود انقسام الخلية وكذلك توسعها إلى زيادة تصل إلى 7 مرات في السمك. والمسافات بينخلوية واضحة في منطقة الجدر اللحمية الرقيقة. وتوجد الحزم الوعائية في الغلاف الوسطي، مكونة حلقة. وأثناء الطور الثالث تزداد الخلايا كثيراً في الحجم، وتكون المسافات بينخلوية أقل وضوحاً.

وتوجد الثغور في البشرة، أو على غلاف الفاكهة، الذي يغطي بواسطة الأدمة. ويحدث انقسام الخلية أثناء الطور الأول، ويسود توسع الخلية أثناء الطور الثالث (شكل 6-7).

تركيب ونمو التفاح (Structure and growth of the apple)

تعتبر فاكهة التفاح أحياناً أنها تتكون جزئياً من النمو اللحمي للتخت، أو البديل هو اندماج وتوسع الأجزاء القاعدية للأنبوبة الزهرية. وفي الفواكه النامية يتكون «خط القلب» من خلايا صغيرة تفصل الجزء اللحمي الخارجي للفاكهة عن القلب، كما هو موضح في (شكل 8-7)؛ وهذا يفسر بالتصاق نظرية كأس الزهرة اللحمي كلما

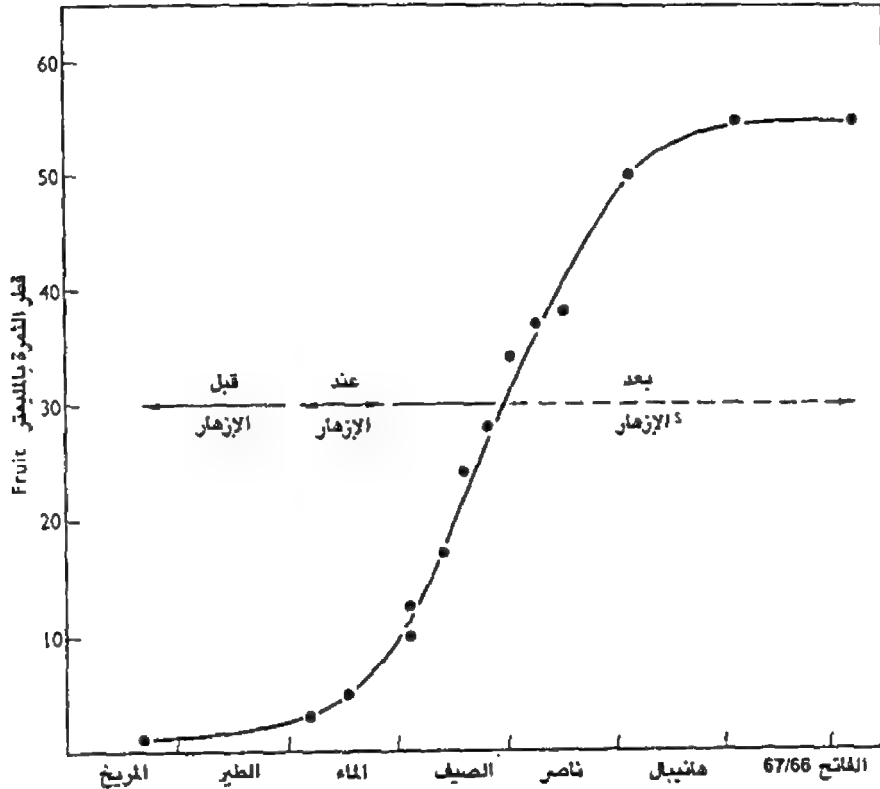


(شكل 8-7) قطاع عرضي في فاكهة التفاح 40 يوماً بعد التفتح الكامل للزهرة.

(From Tukey and Young. ¹³ Fig.14, p.10. Copyright 1942 by the University of Chicago. All right reserved).

اندماج الخط بين المبيض والأجزاء المنتفخة الأخرى، أو، بواسطة نظرية التخت، مثل «منطقة الكامبيا»، بين القشرة والنخاع.

وبلي الإخصاب انقسام خلوي هائل لزهرة التفاح، ويحدث انقسام سريع في قطر الفاكهة 5-6 أيام بعد التلقيح³⁴². ويحدث انقسام الخلية على طول الفاكهة النامية. وتتفاوت مدة انقسام الخلية وتوسعها في المناطق المختلفة للفاكهة. ومنحى النمو لكل الفاكهة موضح في شكل 7-9. وفاكهة التفاح لا تحتوي على أطوار مشابهة لأطوار الفواكه الحجرية. والجدار الغضروفي الداخلي للثمرة ينمو بسرعة في بداية الفصل، ويصل إلى حجمه الأعلى قبل أي منطقة أخرى. ويستمر نمو الطبقة الوسطى من الغلاف الثمري لمدة شهرين. وفي بعض الأصناف نجد أن حواف الكرابل لا تلحم كلية، وتعطى «قلباً مفتوحاً» ويكتمل الالتحام في أصناف أخرى، ويتكون «قلباً مقفولاً»³⁴¹.



(شكل 7-9) النمو الفصلي في قطر فاكهة التفاح. تشير الخطوط الأفقية إلى مراحل النمو المختلفة. (After De Vries, ¹⁴⁰ Fig. 1, p. 231.)

ويتكون الجدار الداخلي للثمرة من طبقة من الخلايا توجد مباشرة تحت البشرة الداخلية للكربلة. وهذه الطبقات 5 أو 6 من الخلايا تصبح سميكة الجدر وسكلرنشيمية. ونتيجة لاستمرار نمو الأنسجة المحيطة، ربما ينشق الجدار الداخلي للثمرة⁵³¹.

ويتكون الجدار الوسطي للثمرة من برنشيمية رقيقة الجدر وبها مسافات بينخلوية، ويحدث انقسام وتوسع هائل للخلية في هذه المنطقة. والنمو الأخير للفاكهة يعتمد أساساً على توسع الخلية الذي يتوقف بعد حوالي 150 يوماً بعد التلقيح³⁷⁶. وتعتبر الحزم الوعائية غلاف الثمرة الوسطى. والحزم الداخلية تمتد المشيمة والبويضات والقلب. ويتكون غلاف الثمرة الوسطى من برنشيمية منتظمة تماماً، هذه الخلايا يجب أن تكون الأساس في التغيرات الفسيولوجية المرافقة للنضج، وتشمل الارتفاع السريع في التنفس الذي يعرف بالتنفس الحرج، الذي لاقي الكثير من الدراسات الفسيولوجية، وحديثاً قوين³⁷⁶، تركيب جدار الخلية في التفاحيات في الأشجار التي أعطيت معاملات تلقيح مختلفة، ولها خاصية احتفاظ مختلفة. ومن بين تلك الدراسات، فواكه الأشجار التي خصبت بسلفات الأمونيا والسوبر فوسفات وسلفات البوتاس (تفاح NPK) احتفظت بأقل مدة تخزين، أما تلك التي أعطيت P و K وتنمو في المروج (تفاح PKS) فتبقى مدة أطول. وتحت الظروف الأخيرة فإن التزود بالنترات ضعيف. وتفاح PKS يمتلك الخلايا الأكبر، ولكن أيضاً تصل مادة الجدار الضعيف تقريباً إلى كل خلية. وتصل مادة الخلية إلى الحد الأعلى ما بين 110-120 يوماً بعد التلقيح. ويتضح أن هناك فرقاً في التركيب الأساسي للسيليولوز أثناء الطور السريع لنمو الخلية نتيجة للمعاملات المختلفة للمزرعة. إن خاصية الاحتفاظ العالية لتفاح PKS تعتبر بعيدة الاحتمال وتعزى مباشرة إلى تركيب الجدار؛ ومن المحتمل أن المستويات المنخفضة للنيتروجين أثناء النمو ناتجة عن خصائص النمو في كل من الجدار والبروتوبلاست التي تساهم في الاحتفاظ بالخلايا في حالة صحية جيدة لفترة طويلة من الوقت³⁷⁶. ومن الأمور الهامة تتبع الطبيعة الدقيقة لهذه الصفات المرغوبة.

وتتكون قشرة التفاح أو غلاف الثمرة الخارجي من البشرة وتحت البشرة. وفي المراحل المبكرة للنمو توجد شعيرات كثيرة.⁵⁰⁴ و⁵³¹ ويستمر نمو الخلية لبعض الوقت. وتوجد الثغور أثناء النمو المبكر، ولكن من الواضح أنها تستبدل فيما بعد بالعديسات⁵⁰⁴. وتوجد الأدمة بكثرة في خلايا البشرة؛ وتركيبها لا يتغير أثناء الزيادة في السمك¹⁴⁰. وفي التفاحيات الحمراء القشرة، مثل صنف Cox's orange، يوجد

الفلين¹⁴¹. وربما توجد الخلايا المسوورة في مناطق معزولة للفاكهة، إما طبيعياً أو استجابة للجروح؛ وفي كلتا الحالتين نجد أن التركيب متشابه.

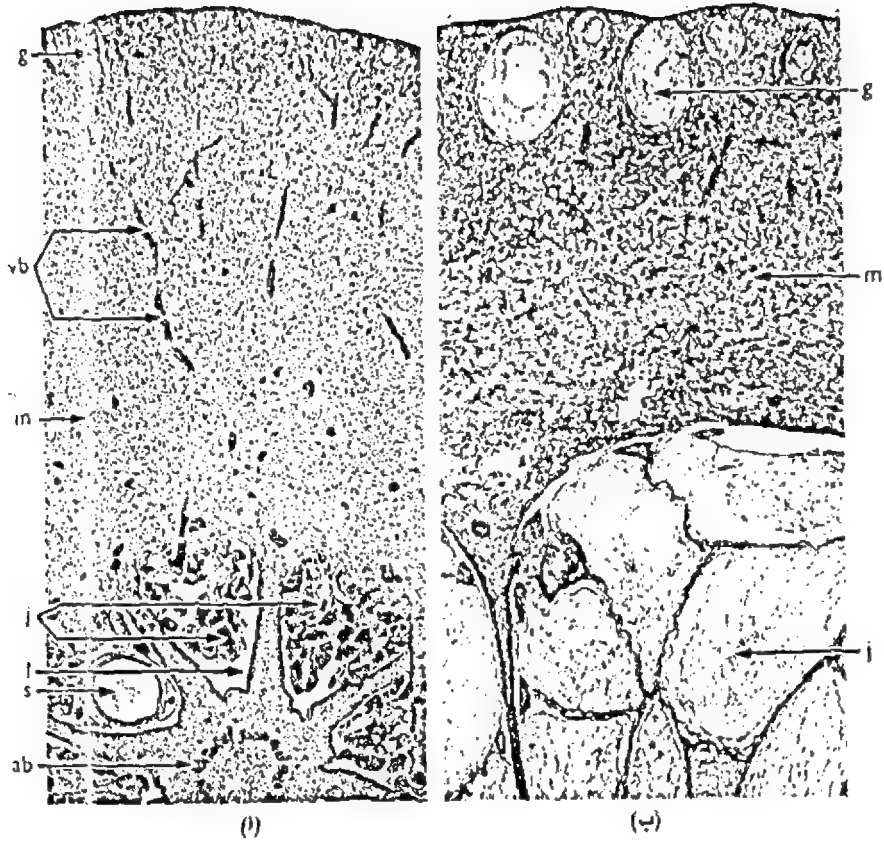
تركيب ونمو فواكه الموالح

(Structure and growth of citrus Fruits)

تحتوي فواكه الموالح على تركيب غير عادي إلى حد ما في الجزء الذي يؤكل والذي يتكون من أكياس عصيرية، والنموات من غلاف الثمرة الداخلي إلى الحجيرات. وهذا الوصف اللاحق موضوع على دراسة Schneider⁴⁵³. وأثناء نمو الفاكهة تندمج حوالى 10 كرابل بطريقة ما بحيث تصبح أجنحة فصل الكرابل هي الحواجز التي تطوق الحجيرات، والمشيمة محورية. وتتكون الحواجز من طريقتين من نسيج يشبه الغلاف الداخلي للثمرة وبينهما خلايا تشبه الغلاف الوسطي للثمرة. وفي بعض فواكه الموالح يتمزق النسيج الذي يشبه الغلاف الوسطي بسهولة، على سبيل المثال، يتكون من غشاء حجيرى (نسيج يشبه الغلاف الداخلي للثمرة) يطوق الأكياس العسيرة والبذور.

والجدار الداخلي للثمرة هو الجزء الداخلي لغلاف الثمرة وجزء من غشاء الحجيرات. ويُصنع من البشرة الداخلية للكرابل وطبقات عديدة من برنشيمة مندمجة. والجدار الوسطي أو البياض albedo، وهو أبيض، ويتكون من خلايا متفرعة والكثير من المسافات البينخلوية وتشبه النسيج الوسطي الإسفنجي للأوراق. وتتشعب الحزم الوعائية خلال الجدار الداخلي للثمرة. ويشتمل غلاف الثمرة الخارجي الملون أو فلافيدو Flavedo على البشرة والأدمة والبرنشيمة المجاورة. والغدد الزيتية مسؤولة عن الرائحة العطرية للفاكهة، والخلايا الذاتية التي تحتوي على البلورات موجودة في غلاف الثمرة الخارجي (شكل 7-10). وفي الفواكه غير الناضجة، والفواكه الخضراء توجد البلاستيدات الخضراء في الخلايا البرنشيمية؛ وعندما تنضج الفاكهة تتحول هذه البلاستيدات إلى بلاستيدات ملونة، كما في ثمار الطماطم، ويتحطم النظام الزخرفي للجرانا الموجودة في البلاستيدات ويتبعه نقص في اليخضور وزيادة في الكاروتينويدات، التي تعطي اللون الخاص بالفاكهة الناضجة وتتكون قشرة فواكه الموالح من الغلاف الخارجي ومعظم الجدار الوسطي⁴⁵³.

ويمكن تأخير بداية النضج والشيخوخة في فواكه الموالح بمعاملتها بحامض الجبرليك. وفي برتقال السرة، ربما لا تجنى الفواكه حتى 8 شهور بعد بداية تليين اللحاء أو القشرة. والتليين أو التطرية ما هي إلا نتيجة توسع وتحوصل خلايا



(شكل 10-7) قطاع عرضي لنمو فاكهة برتقال فالنسيا. (أ) قطاع في فاكهة جمعت في بوليفو. توسع غلاف الثمر كثيراً بواسطة انقسام الخلايا، ولكن الحجيرات (d) ما زالت صغيرة نسبياً. الأكياس العصرية (J) موجودة، وبذرة واحدة (S). الغدد الزيتية (g) موجودة في الطبقة الخارجية لغلاف الثمرة الخارجي. غلاف الثمرة موجودة في الطبقة الخارجية لغلاف الثمرة الخارجي. غلاف الثمرة الوسطى (m) النصوص محجوز بواسطة الحزم الوعائية (vb). توجد الحزم الوعائية (ab) مركزياً. 12 x. (ب) قطاع الفاكهة الناضجة، توضح غلاف الثمرة الخارجي وأجزاء الحجرتين. الحجيرات والأكياس العصرية موجود الآن أكبر نسبياً. الفراغات البينخلوية واضحة في منطقة غلاف الثمرة الخارجي. 12 x.
(From Schneider, ⁴⁵³ Figs. 1-220 and 1-30 A, pp.67 and 83).

البياض والغلافيدو؛ ويتكون الكثير من المسافات البينخلوية وتضعف الجدر الخلوية وتحطم، وخاصة في البياض. وبعد المعاملة بالجبرلين، تبقى هذه الخلايا متصلة والنسيج أكثر إحكاماً ¹⁰⁷.

والأكياس العصرية عبارة عن نموات معنقة من الجدار الداخلي. وفي برتقال

فلانسيا، تنشأ الأكياس العصيرية تشبه - القبة تبرز من الجدار الداخلي إلى الحجيرات (شكل 7-11)؛ وتتكون من وقت تفتح الزهرة إلى حين سقوط القلم. وتشترك خلايا البشرة وتحت البشرة في تكوينها. وتبقى قمة الكيس العصيري مرستيمية وتستمر في النمو. ويبدأ توسع الخلية في مركز الكيس وتتقدم إلى الخارج. وعند النضج تتكون الأكياس العصيرية من بشرة طويلة الخلايا بها أدمة شمعية، تطوق خلايا كبيرة متحوصة تحتوي على العصير. ودراسة نمو الأكياس العصيرية بالمجهر الإلكتروني ربما تكون هامة.

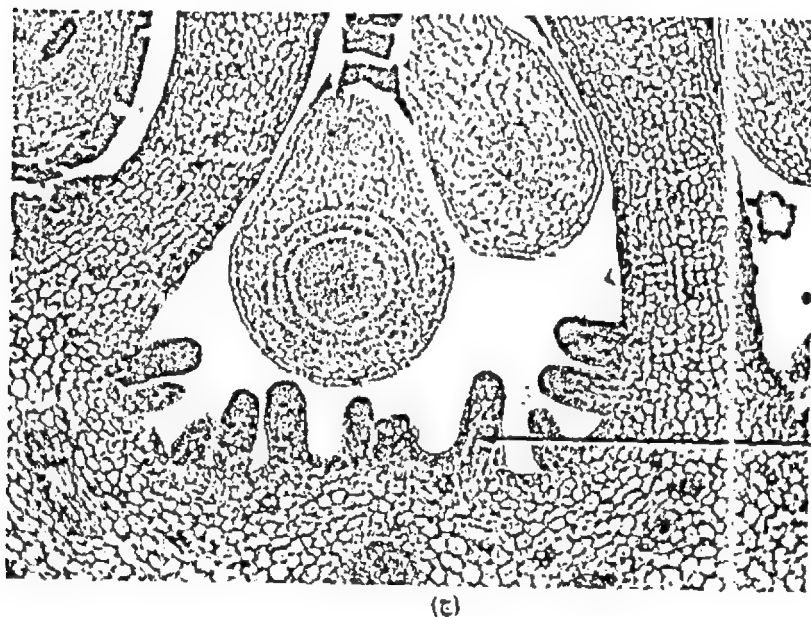
وفي برتقال فالانسيا، يمكن تقسيم النمو إلى ثلاث مراحل. المرحلة الأولى تمر أنسجة غلاف الثمرة بالانقسام الخلوي لعدة شهور؛ ويرجع معظم التغير في الحجم إلى نمو الجدار الوسطي للفاكهة، وتوسع الحجيرات قليل. وخلال الستة شهور تبدأ المرحلة الثانية حيث ينمو غلاف الثمرة بتوسع الخلية كما يظهر التمايز، وتزداد الحجيرات في الحجم. وفي المرحلة الثالثة، يقل النمو ويتغير لون الفاكهة وتنضج⁴⁵³. ولقد وجد حديثاً أنه من الممكن زراعة نسيج الليمون خارجياً³⁷³، وهي التقنية التي لها بعض أهمية التلقيح.

تركيب ونمو الموز (Structure and growth of banana)

لقد تم انتقاء وتهجين الموز لمدة طويلة من الزمن لطراوة فاكهته وافتقارها من البذور. وحديثاً درس Mohan Ram و Stewart, Ram نمو الفواكه البكرية والأصناف الحاملة للبذور للموز *Musa acuminata* وكما في أصناف الفواكه اللابذرية الأخرى، يعتقد أن الموز البكري ربما يحتوي على كمية أكبر من الأكسين الداخلي الأصل مقارنة بالفواكه غير الملقحة للأصناف البذرية.

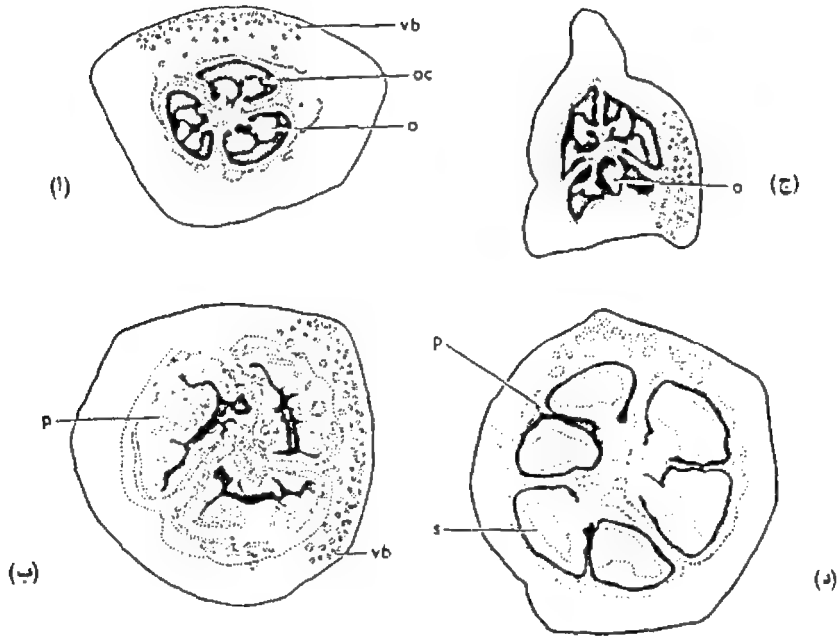
وكما يتبين من شكل 7-12 أ و ح، عند وقت ظهور المبايض نجد أن الموز البكري والموز الحامل للبذور متشابهان، ولكن تتميز الفواكه البكرية بنمو اللب pulp اللحمي، الناعم، بينما في الفواكه البذرية تنمو البذور نفسها وتساهم في زيادة الحجم (شكل 7-12 ب و د).

وتحتوي البشرة على أدمة على السطح الخارجي. وتوجد عدة طبقات تحت بشرة، وتوجد في الداخل منطقة عريضة من البرنشيمية بها حزم وعائية مبعثرة. وفي داخل الفاكهة توجد منطقة برنشيمية تحتوي على مسافات بينخلوية جيدة التكوين، وداخل هذه المنطقة توجد منطقة الحزم الوعائية يحاط بها خلايا لبنية، تمر بزاوية قائمة على



(شكل 7-11) نمو الأكياس العصيرية في برتقال فالنسيا. (ا) تتكون الانقسامات الاحديديبية في طبقة البشرة والانقسامات البيريكلينية في طبقة تحت البشرة، التي تعطي منشأ الكيس العصيري. $1100 \times$. (ب) تحدث الانقسامات في خلايا البشرة وتحت البشرة لمنشأ الكيس العصيري. $1300 \times$. (ج) قطاع الحجرية التي يستطيل فيها الكيس العصيري (ا) وتظهر النمو المرستيمي في القمة. $100 \times$.

(From Schneider, ⁴⁶³ Fig. 1-24 A, E and H, p.71).



(شكل 12-7) قطاع عرضي في فواكه النمو البكري والأصناف التي تحمل البذور للموز. (ا) الفاكهة البكرية عند وقت ظهور الشمراخ. (ب) الفاكهة البكرية 8 أسابيع بعد الظهور أو التفتح، تبين اللب (p) غازياً تجويف المبيض (oc) أو الحجيرة. (ج) الفاكهة البذرية وقت التفتح (د) الفاكهة البذرية 8 أسابيع بعد التفتح. يوجد لب قليل حول الحجيرات، التي تشغلها البذور الممتدة. O، بويضة؛ s، بذرة؛ vb، حزمة وعائية

(From Mohan Ram, Ram and Stewart, ³⁶⁴ Figs.44, 47, 70 and 73, Plates 6 and 10)

المحور الطولي للفاكهة. ويتكون غلاف الثمرة الداخلي من 5-7 طبقات من الخلايا البرنشيمية التي تحتوي على خلايا لبية وتحاط بواسطة البشرة الداخلية.

وتتكون الحواجز من خلايا برنشيمية، موازية للحزم الوعائية، وتحت البشرة المنشئة لخلايا اللب وبشرة عن كلا الجانبين.

ويحدث الانقسام الخلوي في الموز البكري في خلايا اللب خلال أسبوعين بعد ظهور الثمرة. ويحدث تمدد الخلية في غلاف الثمرة. وتتحلل البويضات ويمتد الحاجز إلى الحجيرة، جزئياً نتيجة لنشاط المنطقة المنشئة لللب، ويستمر الانقسام الخلوي في نذائر اللب إلى أربعة أسابيع بعد الظهور، ثم يتبعه توسع الخلية. ونشاط هذه الخلايا غير منتظم، ويحتوي اللب في الغالب على حدود غير منتظمة. ويخفي نمو اللب الحجيرات غالباً وباستمرار (شكل 12-7 ب). ويترسب النشا في اللب بعد حوالي 4 أسابيع من ظهور وبداية الاختفاء بحوالى 8 أسابيع فيما بعد.

وفي قاكهة الموز يوجد نوعان من العناصر التي تحتوي على الثاينينات؛ معشرة في القشرة³⁴. ويحتوي الموز غير الناضج على طعم قابض ناتج عن الثاينينات؛ وأثناء النضج تزول خاصية الطعم القابض. وتنخفض كمية الثاينينات كثيراً في كل من القشرة اللب للموز الناضج؛ وفي هذا الوقت يجف اللب أيضاً كما تختفي الثاينينات كلية في اللب الجاف³⁴. وحيث إن الخاصية القابضة بالطبع صورة غير مرغوب فيها للفاكهة، سيكون اكتشاف العوامل التي تتحكم في إفراز الثاينينات هاماً. وهذه إحدى الطرق التي يمكن فيها لعلماء التشريح وفسيولوجيا النبات مساعدة مربّي الفواكه، ويتضح على المستوى العام، على الأقل، أن الفلاحين غير قادرين على عمل الكثير.

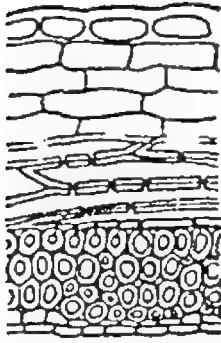
وقشرة الموز تفصل اللب عند منطقة البرنشيمة مع الفراغات الهوائية الواضحة، التي تتسع كثيراً في الوقت نفسه.

وفي الأصناف البذرية التي درست³⁶⁴، يحدث توسع البويضات وتمدد الحواجز والزيادة في حجم المبيض في حوالي أسبوع. وبعد 4 أسابيع تتضح الزيادة في عدد خلايا اللب، ولكن تنغمر البذور في الحجيرات. وفي الأطوار المتأخرة للنمو يبقى نسيج اللب نحيلاً نسبياً (قارن شكل 7-12 ب و د). وتصبح البذور سميكة جداً.

ولقد تبين في الموز الذي يؤكل، على النقيض من أغلب الفواكه الأخرى، أن يحصل الاخفاق بدلاً من النجاح، حيث إن الإخصاب هو الذي يسمح لنمو المبيض ويحث النمو في اللب. ووجود البذور الخصية يخمد نمو هذا النسيج³⁶⁴. وآلية التحكم الهرموني المعقدة يجب أن تستخدم، وتعطي حقلاً اقتصادياً هاماً لدراسات لاحقة.

تركيب ونمو البقول (Structure and growth of legume)

وعلى النقيض من الفواكه الغضة التي سبق شرحها، تعتبر البقوليات، التي منها قرن البازلاء مثلاً شائعاً، والذي يتكون أساساً من نسيج سكرنشيمي، وتتميز البقوليات عموماً بالبشرة الخارجية وتحتها نسيج برنشيمي، ثم النسيج سكرنشيمي وغالباً طبقات قليلة من البرنشيمة متداخلة بين هذه الطبقات والبشرة الداخلية. وتوجد الحزم الوعائية في المنطقة الخارجية للبرنشيمة¹⁷⁴. وبعض القرون متفتحة، وأخرى غير متفتحة، وفي الغالب توجد علاقة بين تشريح القرن ودرجة التفتح. ولكن يحدث التفتح النشط، ومن الضروري اعتبار عاملين: التوجه المتصالب لعناصر السكرنشيمة والجسيمات السيليوزية، ووجود الفصل بين النسيج في منطقة خط الاتصال الممتد من البشرة الواحدة إلى الأخرى¹⁷⁴. شكل 7-13 يظهر جزءاً من



(شكل 7-13) قطاع عرضي في جزء من قرن *Astragalus namosus*.
لاحظ الجدار السميك الاسكرنشيمي.
(From Fahn and Zoharz, ¹⁷⁴ Fig. 11, p. 102).

القطاع في قرن *Astragalus hamous*، الذي فيه المحور الطويل للخلايا المشتملة على الطبقة الداخلية للسكرنشيمة تمتد موازية للمحور الطولي للقرن، بينما الطبقة الخارجية تمر عرضياً.

(Seeds)

البذور

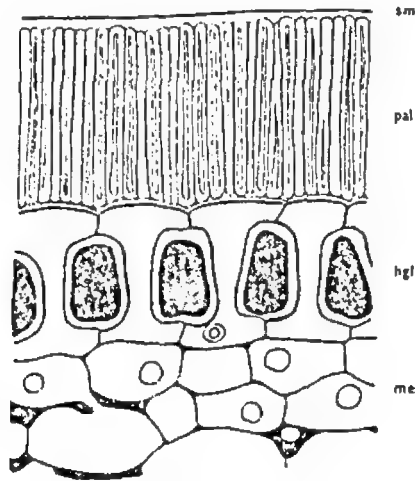
أثناء نمو البذرة من البويضة، ينمو غلاف البويضة أو الأغلفة، إلى قصرة البذرة أو غلاف البذرة. وتنمو البويضة المخصبة أو الزيجوت إلى جنين *embryo* (انظر فصل 8)، والاندماج الثلاثي للأنوية، أو نواة الأندوسبرم الابتدائية، تنقسم لتعطي الإندوسبرم. والبذور عديمة البذور الداخلية *exalbuminous* تحتوي على إندوسبرم قليل أو قد لا يوجد بها أندوسبرم؛ وفي مثل تلك البذور يقتصر تخزين المواد الغذائية في الغالب على خلايا الفلقتين.

وفي بعض الأنواع النباتية، ذات التركيب المشرق اللون، ينمو الجفت *aril* كنمو للحبل السري. والمثال المعروف جيداً هو إحدى التوابل المستخرجة من بذور جوز الطيب *Myristica Fragrans*.

وغلاف البذرة أو القصيرة هام لعدة أسباب. لأنه ربما يؤثر على سكون البذور؛ ومثل هذه التأثيرات ربما ترجع إلى التداخل في أخذ الأكسجين. أو ربما تعطي القصيرة مقاومة آلية إلى نمو الجذير. وتحتوي بذرة كور العبيد، على اثنين من مثبطات النمو التي تذوب في الماء. وترشح هذه المواد بسرعة خارج الجنين نفسه، ولكن القصرة غير منفذة وبذلك لا يحدث الرشح من البذور المتصلة ⁵⁶⁷. وصلابة القصرة ربما تعطي الحماية، والبذور التي تبقى حية لفترات طويلة من الزمن، مثل بذور اللوطس المقدس *Nelumbium*، والتي في الغالب تكون بذورها صلبة جداً وقصرات البذرة غير منفذة نسبياً.

ومن دراسة التحكم في السكون في الرز، وجد Roberts⁴³⁰ أن المعاملة بمثبطات التنفس تحفز كسر السكون في كل من الرز وفي العديد من الأنواع النباتية الأخرى. وإزالة القصرة جزئياً أيضاً تكسر السكون. ولقد أوضحت دراسات كيميائية النسيج أن كلاً من طبقة الأليرون عند محيط الإندوسبرم والقصرة يحتوي على نشاط عالٍ للإنزيمات المستندمة في تفاعلات الأكسدة - الاختزال. وهكذا يعتقد أن الطبقات الخارجية للبذرة ربما لا تكون الحاجز الطبيعي فقط الذي يعوق وصول الأكسجين إلى الجنين⁴³¹. كما يظهر تأثير فسيولوجي خاص جداً ليعطي طبقات النسيج، وأيضاً ما يحدث في حث تركيب α -أميليز في طبقة الأليرون، ستناقش فيما بعد. ويعتقد أن سكون بذور الخردل البري *Sinapis arvensis* يرجع إلى تأثير مثبط نمو خاص ينتج عندما يكون تركيز الأكسجين منخفضاً في مقدمة البذرة¹⁶¹ و¹⁶². ومرة أخرى، يعتقد أنها تعوق دخول الأكسجين، بسبب المواد المخاطية والفينولات المتكونة فيها¹⁶⁰. ومما يجدر ملاحظته أن بذور الخردل البري أيضاً تمتلك طبقة الأليرون.

ويعتبر تركيب البذرة هاماً جداً في التصنيف. وفي بذور عائلة البقوليات تحتوي البذور على صفات متميزة؛ وتحتوي القصرة على نسيج عمادي خارجي، يتكون من البشرة الخارجية لغلاف الثمرة الخارجي، وأيضاً خلايا تشبه الساعة - الرملية، غالباً ما تتكون من خلايا تحت البشرة لغلاف الثمرة الخارجي (شكل 7-14). حتى



(شكل 7-14) قطاع عرضي للجزء الخارجي لقصرة *Mucuna utilis*. توضح الجدار السميك لخلايا النسيج العمادي وخلايا الطبقة تحت البشرة التي تشبه الساعة - الزجاجية. hgl، خلايا الساعة - الزجاجية؛ mes، والنسيج الوسطي للغلاف الخارجي للبويضات؛ pal، النسيج العمادي؛ sm، الطبقة المخاطية.

(From Corner, ¹¹⁰, Fig. 1A, p. 118).

شخصية البذرة التي تمتلك هذه المميزات يمكن التعرف عليها كبقوليات¹¹⁰. وبواسطة الصور السطحية المتعددة، يمكن التعرف على الكثير من الأهمية الاقتصادية للأنواع النباتية، حتى الأصناف⁵⁴⁰ أحياناً. وأجزاء صغيرة جداً، في الغالب كافية للتعرف عليها، وهذه الحقيقة هامة في الطب الشرعي وفي التحكم في نوعية ونقاء المواد الغذائية والعقاقير، حيث إنه يمكن كشف القش بسهولة نسبياً.

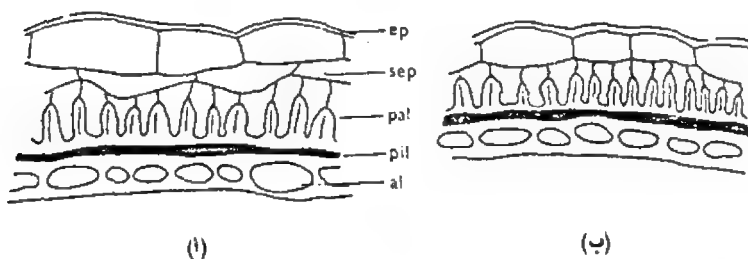
وبسبب الاختلاف الكبير جداً في تركيب قصرة البذرة لذلك يمكن استعمالها في التصنيف، ومن الواضح مرة أخرى أنه لا يمكن عمل تعميم مؤثر، طبقاً للأمثلة القليلة التي شرحت، لتوضيح بعض من مجال التركيب الذي يحدث.

تركيب قصرة البذرة (Structure of seed coat)

الملفوف (العائلة الصليبية) (Brassica (Curciferae))

وفي بذور أعضاء العائلة الصليبية، التي ينتمي إليها الملفوف، البشرة الخارجية للقصرة كثيراً ما تكون مخاطية. ويمكن رؤية هذا بغمس بذور حب الرشاد Lididium، عندما يصبح المخاط واضحاً بجلاء. وبما يسمى خلايا النسيج العمادي، وهي عبارة عن خلايا طويلة وسميكة الجدر القطرية وكذلك جدر التماس الداخلي، هي أيضاً في الغالب موجودة في أعضاء هذه العائلة. وربما أيضاً توجد، طبقة الصبغة، ممثلة في بقايا الغلاف الداخلي⁵⁴⁰.

وفي بذور الملفوف، تظهر خلايا البشرة طويلة في القطاع، وغالباً ما يتزامن معها الجدار المحدب والمخاط، يشغل كل تجويف الخلية (شكل 7-15). وربما توجد طبقة

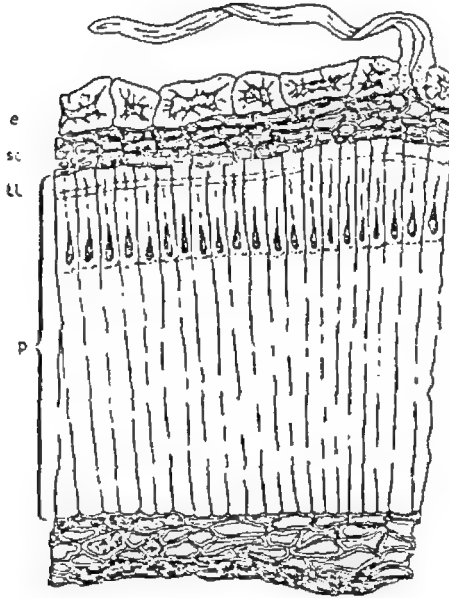


(شكل 7-15) قطاع عرضي في قصرة الفجل. الطبقة تحت البشرة ربما موجودة (a) أو تلمس (b). ep، البشرة؛ sep، الطبقة تحت البشرة - pal - النسيج العمادي؛ pil، طبقة الصبغة؛ al، طبقة الأليرون. (From Vaughan, ^{53B} Figs. 1 and 2, p.365).

تحت البشرة المتميزة، أو قد لا توجد (قارن شكل 15-7 أ و ب). وتحرز خلايا النسيج العمادي على الجدر الداخلية وجزء من الجدر القطرية السميكة والملمجة قليلاً⁵³⁸. وفي التمييز للأنواع المختلفة للملفوف، حجم وشكل خلايا البشرة ربما يكونان هامين. وتحرز غالبية بذور اللفت على صبغة داكنة في كل من النسيج العمادي وطبقات الصبغة، ولكن بعض الأصناف لا تحتوي على الصبغة الغامقة⁵³⁹.

القطن (العائلة الخبازية) *Gossypium* (Malvaceae)

تمتد خلايا بشرة بويضة القطن إلى شعيرات طويلة وحيدة الخلية (انظر الجزء الأول¹²⁷ شكل 7-7). وهكذا نجد أن خلايا البشرة الخارجية تحمل هذه الشعيرات عند النضج، التي تكون القطن التجاري (شكل 15-7). وتوجد منطقة تحت - بشرة من عدة طبقات من الخلايا، ومنطقة داخلية لعدة طبقات من الخلايا⁵⁴⁰. وتحرز خلايا النسيج العمادي على تجويف نحيف جداً، وتظهر كل خلية «خطاً وضاء»، وهذه الحزمة التي تمر عرضياً إلى المحور الطولي للخلايا، وغالباً ما



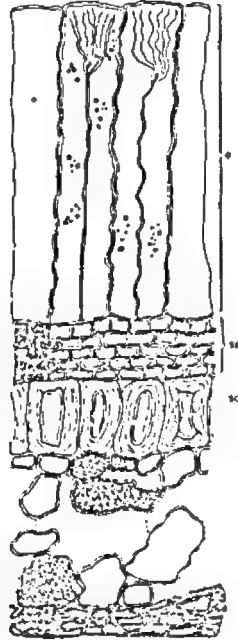
(شكل 16-7) قطاع عرضي في قصرة بذرة القطن. e، بشرة؛ se، الصبغة تحت البشرة؛ ll، الخط الخفيف؛ الطبقة العمادية، 270 x.

(From Vaughan, ⁵⁴⁰ Fig.1A, p.252. Published by permission of The Linnean Society of London).

يحدث في خلايا النسيج العمادي. ويختلف انكسار الضوء في هذه المنطقة، ويعتقد أن جدار الخلية متحور كيميائياً وفيزيائياً بطريقة ما وتظهر الأعضاء الأخرى للعائلة الخبازية طبقة نسيج عمادي متشابهة إلى حد ما قصرة بذور السيبي Ceiba pentandra، مصدر القبك أو الألياف الحريرية، التي تتبع عائلة القنبليات Bombacaceae، تعتبر في بعض الأحيان ذات علاقة، ومتشابهة جداً⁵⁴⁰.

القرع (العائلة القرعية) (Cucurita (cucurbitaceae))

خلايا البشرة الخارجية لقصرة بذرة القرع طويلة جداً، ولها ضلوع متفرعة على الجدر القطرية (شكل 7-17). وتوجد تحت البشرة طبقات عديدة من الخلايا الصغيرة المنقرة. وطبقة واحدة من الخلايا الحجرية الكبيرة تتداخل بين هذه الطبقة ومنطقة خلايا البرنشيمة الإسفنجية، والبعض منها تمتلك جدرأ ذات تغليظ شبكي. ويوجد نمط مشابه في الأعضاء الأخرى لهذه العائلة⁵⁴⁰.



(شكل 7-17) قطاع عرضي في قصرة الخيار، e، البشرة؛ se - الطبقة تحت البشرة؛ sc، الخلايا الحجرية. 200 x.

(From Vaughan, ⁵⁴⁰ Fig. 1H, p.252. Published by permission of the Linnean Society of London).

الفاصوليا (العائلة البقولية) (Phaseolus (Leguminosae))

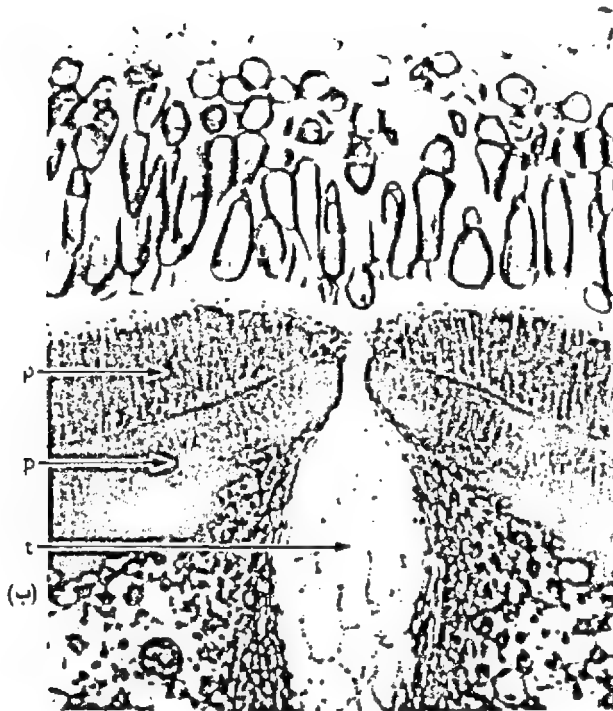
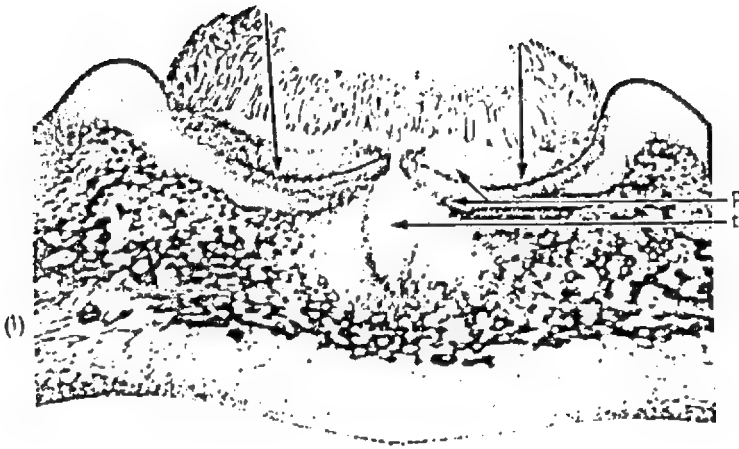
وكما سبق ذكره، تتكون البشرة الخارجية لبذور البقوليات من خلايا النسيج العمادي، وطبقة تحت البشرة تسمى خلايا السعة الزجاجية. وتوجد هذه الطبقة في بذور الفاصوليا (شكل 7-18). وتحتها توجد طبقة نسيج برنشيمي رقيقة الجدر بها حزم وعائية. والجزء الخارجي لهذا النسيج يحتوي على مسافات بينخلوية جيدة التكوين وتشبه إلى حد ما النسيج الوسطي الإسفنجي. ومنطقة السرة hilum تحتوي على تنظيم متخصص¹¹⁰. ويمتد اتصال الحبل السري إلى تركيب يشبه القرص الذي يدخل في انخفاض السرة. وتتكون خلايا الطبقة الخارجية في رأس الحبل السري من طبقة النسيج العمادي، التي تلتصق بطبقة النسيج العمادي للقصرة (شكل 7-18). وطبقات النسيج العمادي تتقاطع بواسطة بروز ضيق، يعمل كممر للهواء في ضلع البذرة. ويؤدي هذا البروز إلى مجموعة من القصيبات، بما يسمى «قضب القصبية». وتوجد بالنسيج فراغات هوائية واضحة على كلا الجانبين من مجموعة القصيبات. وتركيب سرة الفاصوليا مشروح بالتفصيل بواسطة¹¹⁰ Corner.

وتشير التجارب²⁶³ إلى أن قصرة بذور البقوليات غير منفذة للماء باستثناء السرة. ويتضح أن هذه المنطقة تقوم بوظيفة الصمام الذي يمتص رطوبة الهواء، يفتح تحت الظروف المنخفضة الرطوبة ويغلق عندما تكون الرطوبة عالية، وهكذا تحتفظ بظروف جفاف البذرة أثناء النضج. ويتضح أن الخط الوضاء يشير إلى موقع الطبقة غير المنفذة. وتمتص الندى تحت ظروف الزيادة التدريجية للرطوبة النسبية، والتي يبقى فيها الشق مفتوحاً.

الإندوسبرم (Endosperm)

نمو الإندوسبرم وعلاقاته مع الجنين روجعت بالتفصيل بواسطة Brink و⁶⁴ Cooper.

تحتوي خلايا الإندوسبرم في الغالب على مواد غذائية احتياطية، على هيئة حبيبات نشا أو أجسام بروتينية. وفي بعض الأنواع، مثل نخيل، البرسيمون persimmon، جدر الخلية ربما تكون سمكية وهي تعمل في ادخار الغذاء. ويوجد حقل النقر الابتدائية واضحاً أو توجد النقر في الجدر (انظر الجزء الأول شكل 4-1). وحيثما توجد غلاف في البذرة، ربما تكون جدر الخلية أيضاً سمكية جداً ومنقرة وربما يمتص أثناء نمو الجنين والإنبات¹⁸. وفي بعض البذور، ربما توجد

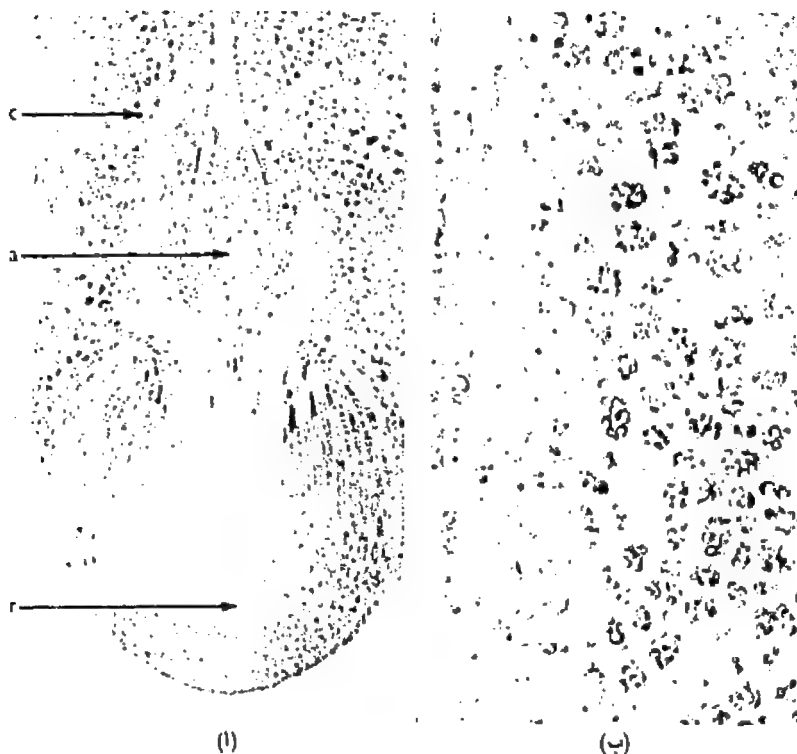


(شكل 18-7) قطاع عرضي في قصرة الفوصلييا، في منطقة السرة. فوق رؤوس السهم نسيج الحبل السري. النسيج العمادي (p) يتكون من سكريدات كبيرة. t، القصبيات. (a) $150 \times$. (ب) $300 \times$.

السفيروسومات. وتستقر الإنزيمات المختلفة في هذه الأجسام⁴⁹¹. وفي إندوسبرم الدخان تتجمع هذه العضيات وتحرك الليبيدات الاحتياطية. وتعرف العضيات بالجليوكسي سومات glyoxysomes، الذي فيه إنزيمات دورة حامض الجلايكوليك، تستقر، أيضاً، في البذور.

وحيثما تفتقر البذور إلى الإندوسبرم، ربما تخزن المواد الغذائية، مثل النشا وأجسام البروتين، في خلايا الفلقات. (شكل 19-7).

وفي الغلال، تشتمل مواد ادخار الإندوسبرم على هيميسيليولوز لجدر الخلية، نشا وبروتين. والتحلل بالماء لهذه المواد المخزنة يتم على التعاقب بواسطة الإنزيمات المختلفة³⁴³. وربما توجد الأجسام البروتينية أو حبيبات الأليرون في طبقات خاصة في



(شكل 19-7) (أ) قطاع طولي في الجنين الكامل النمو في بذرة السنت. a، قمة الفصن؛ c، فلقات؛ r الحذير، 45 x. (ب) جزء من توسع الفلقة، تظهر الأجسام البروتينية في الخلايا، 150 x. (Slide by courtesy of MR. H. Chiu).

الإندوسبرم، كما في طبقة الأليرون لحبوب الغلال. ومن الشعير، تستجيب هذه الخلايا إلى هرمون حامض الجبرليك، الذي ينتجه الجنين، بإفراز إنزيم α - أميليز⁵³⁶. وهذا يهضم النشا الموجود في بقية الإندوسبرم محولاً الكربوهيدرات المخزنة إلى الجنين التام، وهذه التفاعلات الفسيولوجية الهامة بين الجنين ومناطق الإندوسبرم نوقشت بالتفصيل في الجزء الأول¹²⁷، فصل 3 وفي كتاب آخر من هذه السلسلة⁴⁹⁷، في كل من البذور الجافة والمتشربة للماء بعد المعاملة بالجبرلين. تتكون حبيبات الأليرون والسفيروسومات في خلايا الأليرون للبذور الجافة والمتشربة للماء، كما توجد شبكة إندوبلازمية خشنة وبوفرة. كما توجد البوليريبيوسومات أيضاً في الخلايا²⁸⁰. وبعد المعاملة بالجبرلين يوجد طور تأخر أثناءه لا يحدث تركيب هام للإنزيم. وأثناء هذه الفترة تحدث تغيرات سيتولوجية مختلفة. على سبيل المثال، تتفتح حبيبات الأليرون وتزداد كمية الشبكة الإندوبلازمية الخشنة. وفيما بعد، تنبسط الشبكة الإندوبلازمية، وتصل الحد الأعلى بعد 14 ساعة من المعاملة بالجبرلين. ومن المحتمل أن هذا يمثل الفترة العليا لتكوين الإنزيم²⁹¹. والشبكة الإندوبلازمية وقتئذ حويصلات تتكاثر. وتتناقص كمية الشبكة الإندوبلازمية من 19-22 ساعة بعد المعاملة²⁹². والتغيرات الكيموحيوية في الخلايا يمكن أن تكون لها علاقة بتزامن تغيرات التركيب.

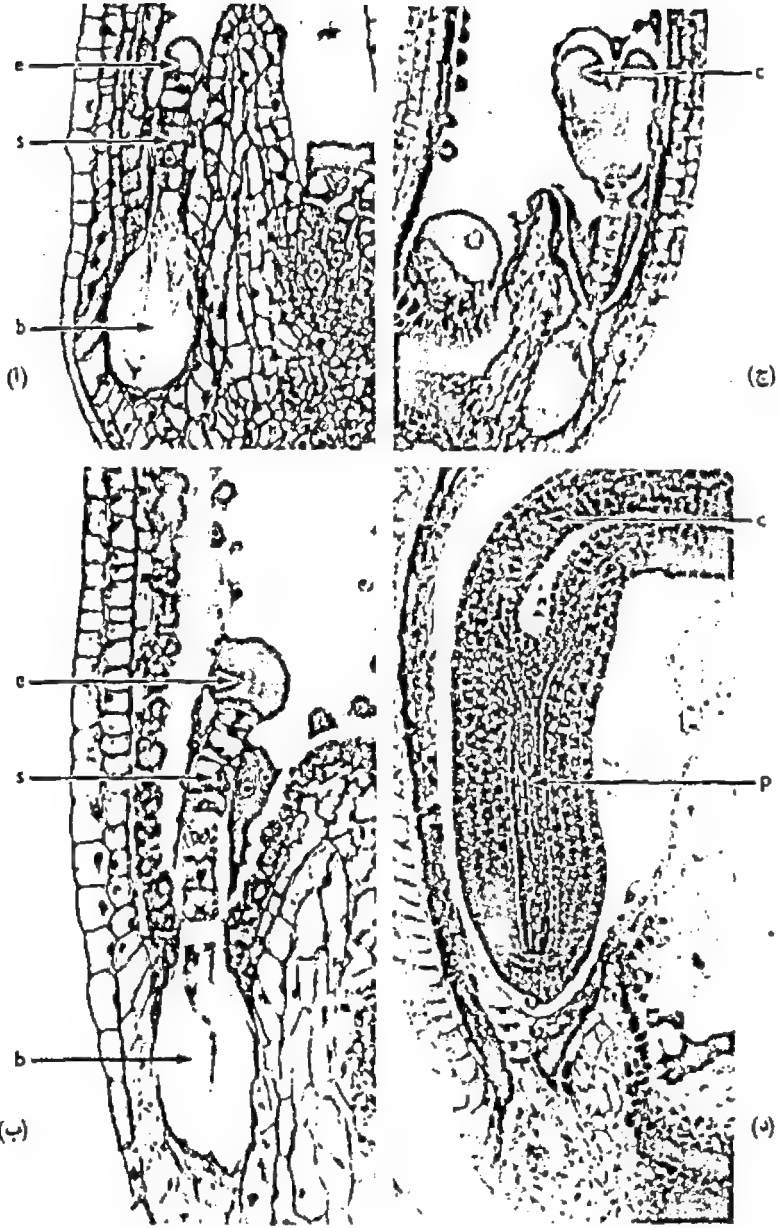
ونمو الجنين وعلاقاته مع الأنسجة المجاورة للبذرة ستُدرس في الفصل اللاحق.

(Embryos)

الأجنة

تركيب ونمو الأجنة في المملكة النباتية من المواضيع الواسعة، ويتعدى مجال هذا الكتاب. والقارئ الذي يريد الوصف التفصيلي للتشكل الجنيني عليه أن يرجع للدراسة الكلاسيكية لكل من ⁴⁹⁰ Souèges و ²⁸⁵ Johansen و ³⁴⁴ Maheshwari و Wardlaw و ¹³⁴ Davis. ولعدة سنوات من البحث على أجنة النبات المهمة أساساً بتتبع خطوط انقسام الخلية أثناء النمو. وحديثاً، أجريت محاولات لاكتشاف المتطلبات الغذائية للأجنة تجريبياً بإزالة الأجنة النامية في المراحل المختلفة وتنميتها في مزارع معقمة. وتركيب إندوسبرم النبات كثيراً ما يكون معقداً وفي الغالب تزود الأجنة داخل الأنسجة الحبة بالمغذيات الهرمونية والمواد الأخرى. وسائل إندوسبرم جوزة الهند، وحليب أو ماء جوزة الهند، يحتوي على نظم معقدة من الأيونات غير العضوية والأحماض الأمينية والمركبات النيتروجينية والأحماض الأمينية والفيتامينات والسكريات والمواد الهرمونية. ولتلك الأسباب، كثيراً ما يستعمل في مكونات الوسط الغذائي للمزارع، لتنمية الأجنة والأجزاء النباتية الأخرى. وتحتوي أجنة الأنواع النباتية الأخرى على أكسين. والتجارب المختلفة التي أجريت والتي تشتمل على معاملات الأجنة النامية بالإشعاع، أو الكيماويات التي تحتوي على الهرمونات أعطت معلومات هامة. ولخصت في مكان ما ⁴¹⁸ و ⁵⁵³ و ⁵⁵⁹.

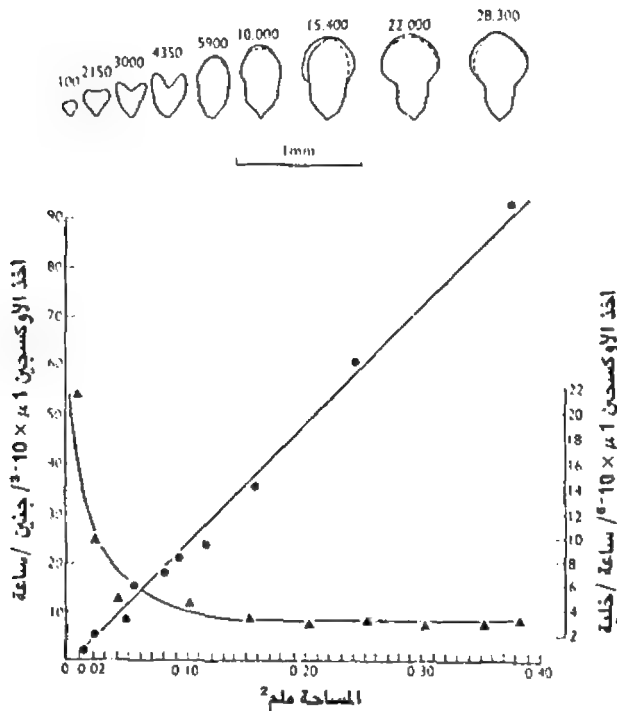
تمر معظم الأجنة بطور دائري أو كروي للنمو. وفي الفلقتين تنظيم الفلقتين يعطي الجنين الشكل القلبي، والاستطالة اللاحقة لمحور الجنين تؤدي إلى الطور الذي يوصف بشكل الطوربيد Torpedo-shaped (شكل 8-1). وفي بعض الأنواع النباتية أو أصناف البستنة، ربما تنمو الأجنة ليس فقط من الزيجوت ولكن أيضاً من



(شكل 1-8) قطاع طولي لأجزاء من بويضات كيس الراعي، مع الأجنة النامية. الملقق (5) والخلية القاعدية الكبيرة (b) واضحة في كل منها. (ا) الطور الكري للجنين الذي يحتوي على 8 خلايا (e). $300 \times$. (ب) الطور الكري الأخير والذي تحدد فيه منشأ البشرة غير الناضجة. $300 \times$. (ج) مرحلة. الطور القلبي، الذي تتكون فيه فلقتان (c). $150 \times$. (د) الطور الطورييد الأخير، والفلقات المنحنية، p. الكامبيوم الأولى. $150 \times$.

الاجزاء الأخرى للبويضة. والأجنة النووية شائعة في فواكه الموالح، على سبيل المثال، مثل هذه الأجنة تسمى أحياناً عرضية adventive.

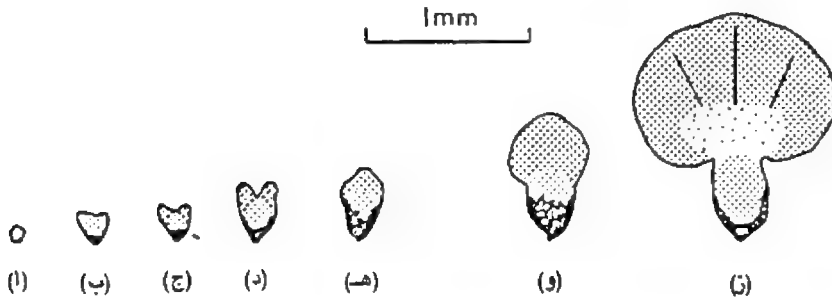
يوجد الكثير من المعلومات على فسيولوجيا ونمو الأجنة الحيوانية، ولكن من الصعب جداً دراسة أجنة النبات المعزولة وتتوافر معلومات أقل في هذا الحقل. وفي إحدى دراسات أجنة القطن باستعمال Cartesian diver microgasometers لقياس تنفس الأجنة في المراحل المختلفة للنمو¹⁸¹. وجد أن متوسط كمية الأكسجين في الساعة تزداد في خط مستقيم كوظيفة لحجم الجنين، الذي يستعمل لقياس مراحل النمو بدلاً من العمر، حيث إن معدل النمو يختلف مع الفصل. إذا اعتبر الأكسجين على أساس الخلية، يظهر عالياً في البداية، في طور الكرى، ولكن ينخفض بسرعة في منتصف مرحلة الشكل - القلبي ويستوي بقيمة ثابتة في بداية طور الطوري (شكل 2-8). وتوزيع نشاط إنزيم التنفس سكسنيك ديهيدروجينيز، يحدد بكمياء النسيج،



(شكل 2-8) أخذ الأكسجين في أجنة القطن. متوسط أخذ الأكسجين للجنين الواحد حل ساعة (الأحداثي الراسي إلى اليسار) ومتوسط أخذ الأكسجين لكل خلية لكل ساعة (الأحداثي الراسي إلى اليمين). اطوار نمو الأجنة، وأعداد الخلية، موضحة إلى أعلى.

(From Forman and Jensen, ¹⁸¹ Fig.4, p.767).

ويتزامن مع مساحات النمو والنشط والتمايز (شكل 3-8). وفي الجنين الكرى، يتوزع النشاط بالتساوي في الجنين، ولكنه عال نوعاً ما في منطقة المعلق؛ وفيما بعد، يتزامن النشاط مع نمو الفلقات. وفي البداية، نشاط قليل يتزامن مع المرستيم القمي. ولقد تم الحصول على نتائج متشابهة نوعاً ما في الكابسلا *Capsella*، التي بُحث فيها توزيع حامض الفوسفاتيز وسيتوكروم أكسديز وكذلك سكسينيك ديهيدروجينيز⁴¹⁸.



(شكل 3-8) رسم تخطيطي يوضح توزيع النشاط أنزيم سكسينيك ويهدروجينيز في المراحل المبكرة من النمو (أ) — (ز) لأجنة القطن.

(From Forman and Jensen, ¹⁸¹ Fig. 10, p. 768).

ولإتمام وصف تركيب كل أجزاء النبات، يوصف تكون الجنين، بانتقاء نباتات من ذوات الفلقتين والفلقة مع الإشارة إلى دراسات على الأنواع الأخرى المناسبة. وتمر بدون القول إن الزيجوت، يمنح مع كل المعلومات الوراثية الضرورية لنمو كل الكائن، والخلية ذات أهمية كبرى. وبوضوح من المهم فهم تركيب الجنين. ويجب الأخذ في الاعتبار أن وصف أنواع قليلة فقط يمكن أن يعطى معلومات قليلة عن تعقيد نمو الجنين في المملكة النباتية ككل. ولقد ساهمت دراسات المجهر الإلكتروني الحديثة وكذلك دراسات كيمياء النسيج للأجنة النامية في فهمنا للإخصاب والتشكل الجنيني، وخاصة في المراحل المبكرة، وهذا الاكتشاف سيناقش لاحقاً.

(Fertilization)

الإخصاب

وعلى الرغم من أن الحوادث الرئيسية في عملية الإخصاب المزدوج - اندماج نواة ذكرية واحدة مع نواة البويضة، والأخرى مع اندماج أو النواة الثانوية - معروفة منذ سنوات، إلا أن الكثير من الأسرار ما تزال باقية وتتطلب الحل. ولقد ساهمت الدراسات الحديثة للتشكل الجنيني في القطن، بواسطة Jensen ومساعديه^{278 - 283}

كثيراً في بلورة فهمنا للحالات المستخدمة، وبوضوح هناك مجال كبير لدراسات لاحقة.

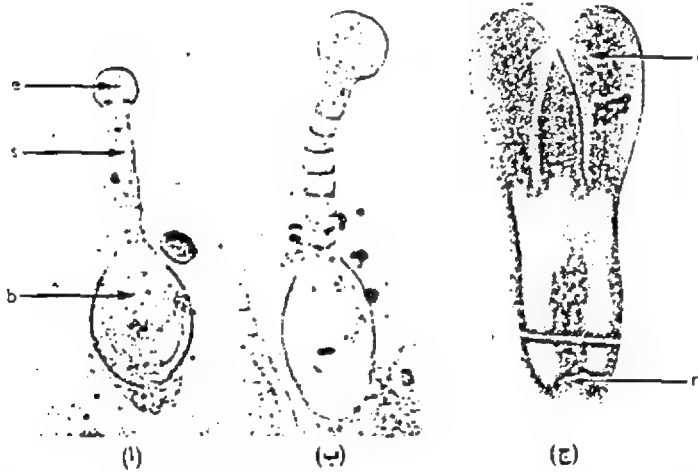
وبعد إنبات حبة اللقاح على ميسم زهرة القطن، تتحرك الخليتان الذكريتان معاً في أنبوبة اللقاح؛ وهي غير مفصولة بواسطة سيتوبلازم أنبوبة اللقاح. وهي متميزة، والخلايا المفصولة، تحاط كل واحدة بواسطة غشاء البلازما. وهي خلايا مختزلة كثيراً، وكونها أقل بكثير من إنباء للنواة²⁸². والتركيب الدقيق للخليتين متشابه، ومع ذلك سوف تقوم بكل الوظائف المختلفة. ولقد اقترح أن الأعضاء الذكرية لكثير من الأنواع النباتية ربما تقتصر إلى البلاستيدات، التي سوف تكون هامة في المادة الوراثية للبلاستيدة. ويحدث الإخصاب بعد 12-24 ساعة من التلقيح.

وقبل أن يصل اللقاح النيوسيلة، يتحلل عمود الخلايا الموجود في النيوسيلة، وتنمو أنبوبة اللقاح بين جدر هذه الخلايا، كما نمت بين جدر خلايا نسيج الإرسال في قلم السَّمة. والمحفز الناتج عن تحلل هذه الخلايا النووية يأتي بوضوح، ليس من أنبوبة اللقاح، ولكن من الكيس الجنيني أو من النيوسيلة نفسها²⁸⁰. وتنمو أنبوبة اللقاح إلى واحدة من اثنتين من الخليتين المساعدين والنواة الذكرية وجزء من السيتوبلازم يدخل الخلية المساعدة. وتدخل النواة الذكرية بعد ذلك البيضة من الخلية المساعدة، وتتحرك خلية البيضة خلال سيتوبلازم وتصبح منبطحة على أحد أطراف نواة البيضة. ليس معروفاً كيف تتحرك الخلية الذكرية؛ والمطلوب دراسات أخرى حول هذه النقطة. وفي نفس الوقت، تصل النواة الذكرية الأخرى إلى النواتين القطبيتين، اللتين تبدأ بالاندماج قبل التلقيح ولكن لا تكتمل العملية. وتتكون النواة الأندوسبرمية الابتدائية الثالثة قبل نواة الزيجوت. ولقد أوضحت اختبارات كيمياء النسيج أن سيتوبلازم الخلية المركزية، يحتوي على نواة قطبية، وعلى كمية عالية من RNA وبروتين. ومن الواضح أنها أكثر نشاطاً من خلية البيضة، وهي عالية التحوصل وبها RNA وبروتين أقل²⁸¹. وبعد الإخصاب، تنقسم النواة الإندوسبرمية الابتدائية لتكوّن إندوسبرماً وينمو الزيجوت إلى جنين. وتحتوي البيضة والزيجوت والجنين الفتى للقطن على نوع فريد من الشبكة الإندوسبرمية، التي تحتوي على أنابيب²⁷⁹. ووظيفتها غير معروفة حتى الآن.

التشكل الجنيني في كيس الراعي (Embryogenesis in capsella)

وجنين كيس الراعي قد درس منذ زمن بواسطة التشكل الجنيني، والتي تكوّن موضوعاً للدراسات الكلاسيكية كما أشار Souèges⁴⁸⁹ ودراسة فسيولوجية واسعة بواسطة Rijken⁴²⁴. وجاهزة لأغراض التدريس ويمكن مشاهدتها بسهولة في حالتها

الحية وكذلك كقطاعات. وهذا يمكن عمله إما بواسطة توضيح كل البويضات أو حتى الجنين في مراحل مختلفة بتدفنتها في chloralhydrate، ومشاهدة الأجنة خلال الجدر الواضحة للبيضة، أو بوضع البويضات أو المبيض في 5% من KOH لمدة 5 دقائق، ثم وضع غطاء الشريحة بلطف. ويمكن فصل الأجنة المتصلة في المراحل المختلفة من الكيس الجنيني وبهذا يمكن فحصها بواسطة المجهر (شكل 4-8).



(شكل 4-8) الأجنة الكاملة لكيس الراعي، تطرد من البويضات المخصبة. (ا) مرحلة الجنين الثماني (e). s، المعلق؛ (ب) الخلية القاعدية. 100 x (b) الطور الكرى المتأخر. 100 x (ج) طور الطوريب، c، فلق؛ r، جذير. 28 x.

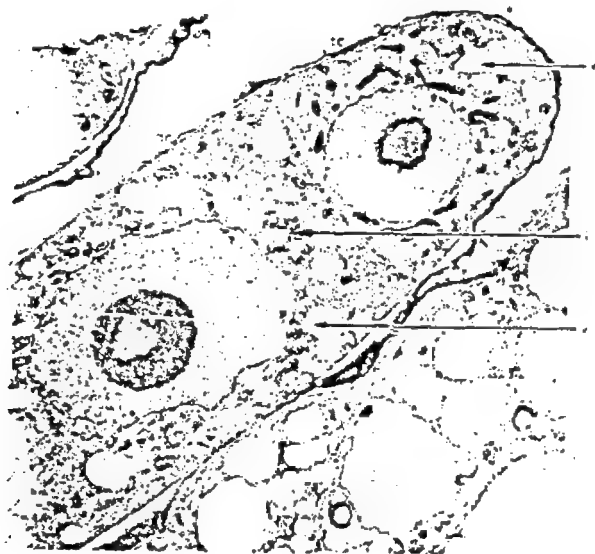
ودراسات التركيب الدقيق الممتازة التي أجراها schultz و Jensen⁴⁵⁵ و⁴⁵⁸ قد أضافت الكثير إلى معلوماتنا عن نمو الجنين في كيس الراعي. وفي الكيس الجنيني لكيس الراعي، توجد قبتان مساعدتان لخلية البيضة عند طرف النقيير للكيس. ويقترح التركيب الدقيق للخليتين المساعدتين أنهما أيضاً أكثر نشاطاً من خلية البيضة الهامدة نسبياً. ويعتقد أن الخليتين المساعدتين تقومان بامتصاص وانتقال المواد من خلايا أغلفة البويضة إلى خلية البيضة. وفي وقت الإخصاب تدخل أنبوبة اللقاح الكيسي الجنيني خلال جهاز خيطي filiform apparatus، وهو عبارة عن تحور الخلايا المساعدة التي ينتج عنها زيادة إضافية في مساحة سطح غشاء البلازما⁴⁵⁵. وكما في القطن، فإن خلية البيضة عالية التحوصل، وتظهر اختبارات كيمياء النسيج تفاعلاً موجباً واضحاً للبروتين و RNA في سيتوبلازم خلية البيضة؛ وتصطبغ النواة بكثافة وكذلك DNA. توجد البلاستيدات حول نواة البويضة، ويحتشد السيتوبلازم

مع الريبوسومات. وتوجد دكتوسومات قليلة وكمية شحيحة من الشبكة الإندوبلازمية ولا تحتوي على أنابيب كما في القطن⁴⁵⁶. وبعد الإخصاب ينقص حجم الحويصلة مؤقتاً، ولكن لا ينقص حجم الزيجوت كما يعمل بالطريقة الواضحة في القطن²⁷⁸. وتظهر البوليريوسومات في السيتوبلازم، وتزداد كمية الليبد. ويبدأ نواة الإندوسبرم الابتدائي في الانقسام قبل الزيجوت⁴⁵⁶.

(Polarity)

الاستقطاب

يترسخ في الطور المبكر في خلية البويضة. ويتجمع السيتوبلازم عند طرف الكلازا للخلية. وفي الزيجوت، يكون الاستقطاب أوضح وتتكون حويصلة كبيرة عند طرف الخلية (انظر الجزء الأول¹²⁷، شكل 1-3). والانقسام الأول للزيجوت عرضاً، أي بزاوية قائمة على محور استقطاب الخلية، وغير متساو، ينتج عنه تكوين خلية صغرى قمية وخلية كبرى قاعدية. وفي البداية، تشير صبغ كيميائ النسيج إلى تركيز عالٍ من البروتين وأحماض نووية في الخلية القاعدية، ولكن نجد أن الحالة معكوسة بعد الانقسام اللاحق للخلية القاعدية⁴⁵⁶. وكلتا الخليتين تحتويان على مجموعة من أجسام الليبيدات والكثير من الحويصلات الصغيرة (شكل 5-8). وتتوسع الخلية



(شكل 5-8) صورة مجهر المسح الإلكتروني للجنين المتكون من خليتين لكيس الراعي. خلية طرفية (c) ونوية القلازا للخلية القاعدية (bc) موضحة. أجسام الليبد (l) وحويصلات صغيرة (v) موجودة في كلتا الخليتين. 18,450 x.

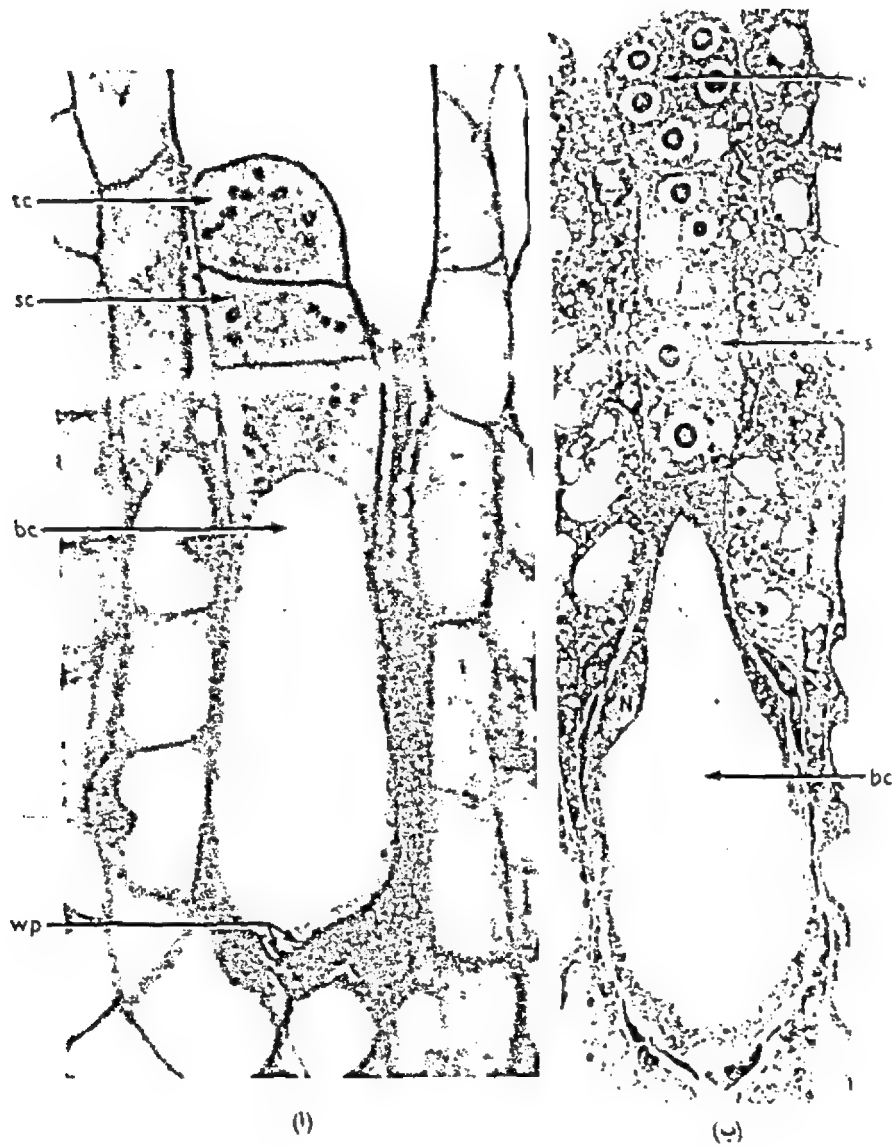
(From Schulz and Jensen, ⁴⁵⁶, Fig.13, p.815).

القاعدية إلى أن ينحصر السيتوبلازم إلى المساحة المحيطية. وعند طرف التغير للخلية القاعدية، تبرز نموات الجدار نحو الداخل إلى تجويف الخلية (شكل 8-6 أ)؛ وتزداد هذه في الحجم والعدد أثناء نمو الجنين. ويتزامن نشاط الدكتيوسوم معها. ويتبع غشاء البلازما حدود البروزات، مما ينتج عنه زيادة مساحة السطح⁴⁵⁶. وبوضوح، فإن هذه البروزات تشبه تلك البروزات التي تحدث في «خلايا النقل» التي سبقت مناقشتها في فصل 5 بالنسبة إلى العروق الإضافية للورقة. وستدرس أهميتها فيما بعد.

تنقسم الخلية القاعدية عرضياً لتعطي جنيناً يتكون من ثلاث خلايا، والخلية الثالثة يطلق عليها خلية المعلق (شكل 8-6 أ). وتنقسم الخلية القمية عرضياً فيما بعد. وتنقسم الخلايا القاعدية وخلايا المعلق تدريجياً لتعطي المعلق Suspensor من 10 خلايا، وتنقسم الخلايا القمية لتعطي 4 و 8 و 16 و 32 خلية من مراحل الجنين. ويترسخ منشأ البشرة عند الطور 16 خلية. وأخيراً يكون الجنين الكرى منشأ الفلققتين (المرحلة التي تشبه القلب)، وتعطي استطالة الجنين مرحلة الطوربيد. وأخيراً يصبح الجنين منحنى التركيب، الذي يسمى في بعض الأحيان مرحلة عصا المشي. والبعض من نمو هذه المراحل موضح في الأشكال 8-1 و 8-4. وعلى وشك نمو الطور الكرى، تحدث خطوط التشقق بانتظام كبير. ويعتقد بعض الباحث القدامى أن الانقسامات تحدث دائماً وبانتظام في الأجنة، ولكن هذا الاتجاه أعطى أهمية قليلة فيما بعد⁵⁵³. وبالطبع نجد في القطن أن الانقسامات غالباً ما تكون عشوائية²⁷⁸.

وفي أطوار نمو الجنين التي تحتوي على 16 و 32 خلية، تتكشف تراكيزات عالية من البروتين والأحماض النووية، ولكن لا توجد فروق واضحة لكيمياء النسيج أو التركيب الدقيق بين مكونات الخلايا والجنين، حتى ولو أن بعض من هذه المكونات الآن تكون البروتوبلازم⁴⁵⁷. وكثافة الريبوسومات كثيرة في خلايا الجنين مقارنة بخلايا المعلق، في مراحله الثمانية خلايا (الأشكال 8-6 ب و 8-7 و 8-8) وفيما بعد. والخلية الأبعد للمعلق، تسمى الغدة النخامية hypophyseal، تنقسم وتنتج خليتها البنوية الأقرب من الجنين وفيما بعد تساهم في قمة الجذر وقلنسوة جذر الجنين. ومن ناحية أخرى، نجد أن كيمياء النسيج والتركيب الدقيق يتشابهان وخلايا المعلق (شكل 9-9).

يترسخ مركزان من النمو في الجنين الكرى للفلققتين، وينتج عن الانقسام الخلوي المتمركز نمو منشأ كلتا الفلققتين (شكل 8-1 ح). وفي مرحلة الشكل القلبي لكيس

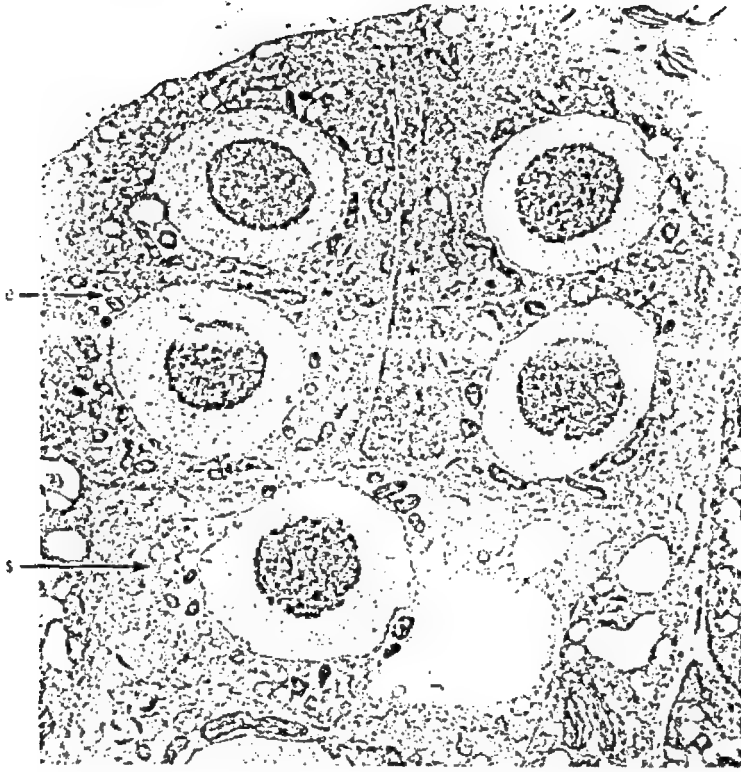


(شكل 6-8) قطاع طولي للأجنة الفتيّة لكيس الراعي. (ا) جنين بقلاّت خلايا، بخلية طرفية (tc)، خلية المعلق (sc) والخلية القاعدية (bc). تحيط حبوب النشا بالأنوية. توجد جدار الحماية عند طرف النقيز للخلية القاعدية. $1620 \times$.

(From Schulz and Jensen, ⁴⁵⁶, Fig. 6, p.809).

(ب) جنين الثمانية خلايا (e)، مع المعلق (s) والخلية القاعدية (bc). نواة (N) الخلية القاعدية في السيتوبلازم المحيطي. $975 \times$.

(From Schulz and Jensen, ⁴⁵⁶, Fig. 1, p.140).

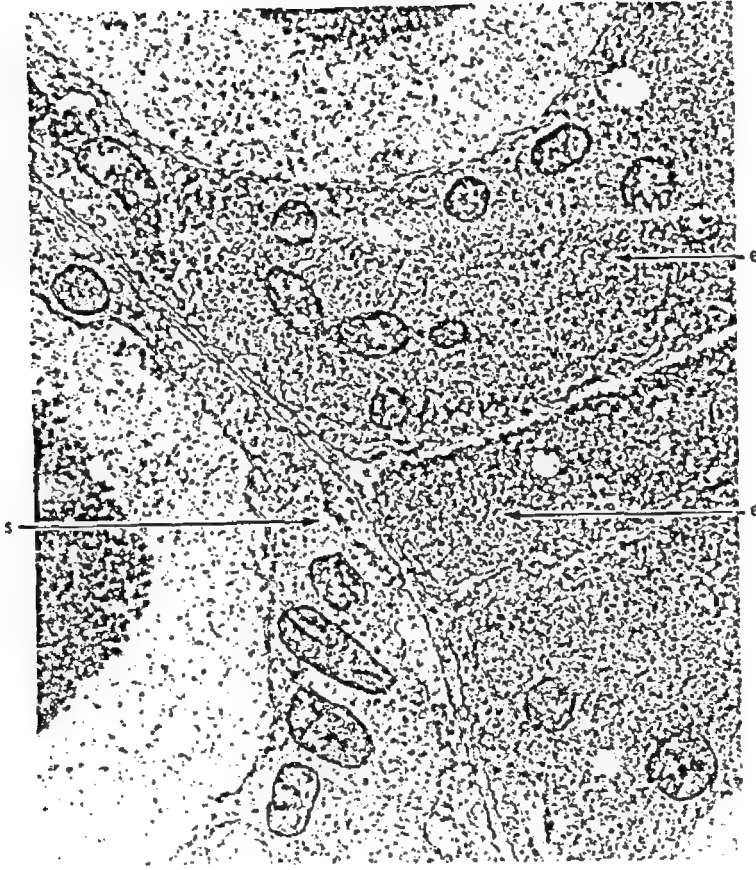


(شكل 7-8) قطاع رقيق في جنين الثمانية خلايا (e) لكيس الراعي والخلايا العليا للمعلق (s). خلايا الجنين اقل تحوصلاً وبها كثافة كبيرة من الريبوسومات من خلايا المعلق. $4810 \times$.
(From Schulz and Jensen, ⁴⁵⁸, Fig 5, p. 381).

الراعي، تحمل الخلايا بكثافة بالريبوسومات (شكل 8-9). ويصطبغ أيضاً كل الجنين بشدة للبروتين والأحماض النووية ⁴⁵⁸.

وفي الوقت نفسه تحدث أيضاً تغيرات مختلفة في خلايا المعلق. وتصل الروابط البلازمية إلى الجنين، والمعلق والخلايا القاعدية. ويوجد 10 خلايا من المعلق، تظهر أصباغ كيميائية النسيج تركيزاً منخفضاً من البروتين والأحماض الأمينية، وتتناقص أيضاً كثافة الريبوسومات. وعند بلوغ الجنين مرحلة الشكل - القلبي، يبدأ تحليل السيتوبلازم. وفيما بعد، يتحطم المعلق بواسطة نمو الجنين ⁴⁵⁸.

وفي مرحلة الشكل - القلبي يزداد عدد الروابط البلازمية في طرف جدر خلايا



(شكل 8-8) منطقة جنين الثمانية خلايا (e) لكيس الراعي يتصل بالملق موضعاً الفروق في كثافة الريبوسوم بين خلايا المنطقتين. 14,700 x.

(From Schultz and Jensen, ⁴⁵⁷ Fid.7, p.383).

المعلق. وتبقى ريبوسومات قليلة نسبياً في السيتوبلازم. وتنمو الجدر الجانبية مكونة ببروزات تبرز إلى خلايا الإندوسبرم (شكل 10-8).

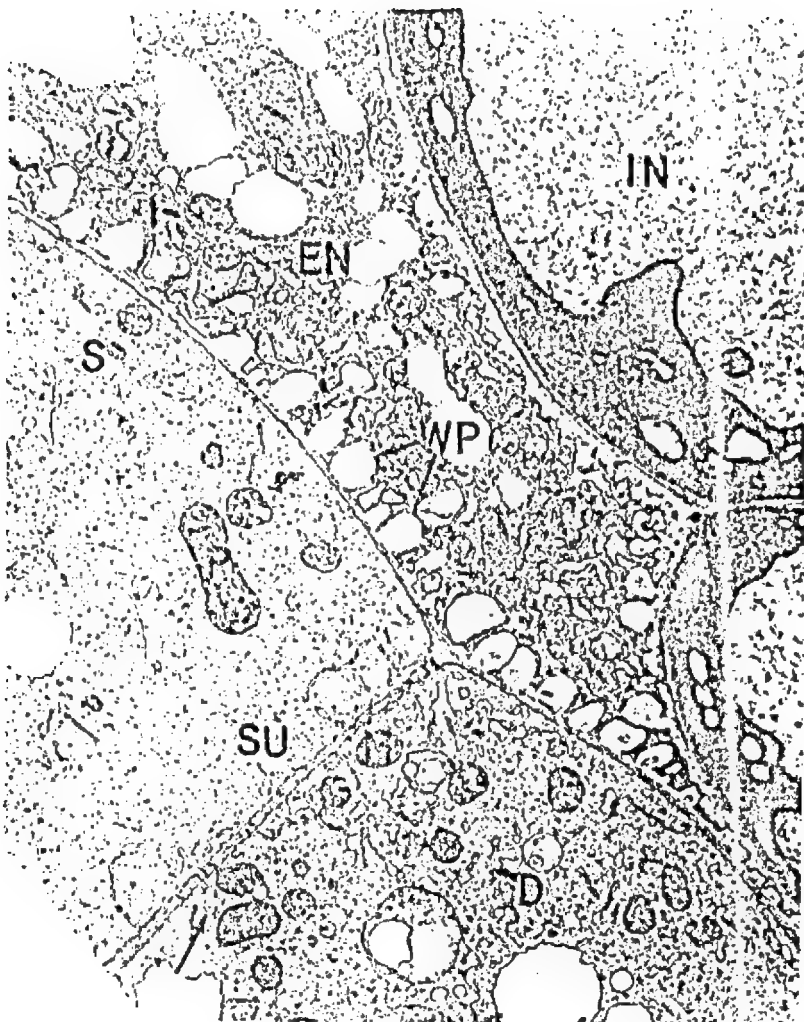
وبروزات الجدر في طرف النقر للخلية القاعدية تتوسع أيضاً أثناء النمو. ويصاحب ذلك زيادة في بروتين الخلية ⁴⁵⁸.

وأثناء النمو المتأخر للفلقات ومنطقة السويقة تحت الفلقية للجنين تستطيل، بواسطة الانقسامات المتجهة عرضياً، وقمم الجذر والغصن، وتداخل الكامبيوم الأولي يصبح منتظماً (شكل 1-8 د). وكلما توسع الجنين، ينحني ليلف نفسه إلى شكل الكيس الجنيني.

تحتفظ خلايا المعلق بالقدرة على النمو. وفي التجارب التي قتلت فيه الأجنة المنتقاة
 لنبات *Eranthis hiemalis*، تقوم خلايا المعلق الحية بتجديد جنين جديد وبهذه
 الطريقة يتكون أكثر من جنين عرضي²³².



(شكل 8-9) جزء من الجنين القلبي الشكل لكيس الراعي يوضح الفرق في التركيب والكثافة بين
 الجنين (e)، المعلق (su) والمنطقة الافتراضية (h). والاندوسيرم الجيد النمو (en) موجود. x 2990.
 (From Schultz and Jensen,⁴⁵⁷ Fig.14, p.389).



(شكل 10-8) جزء من المعلق (su)، إندوسيرم (en) الغلاف الداخلي لبويضة (in) كيس الراعي في الطور القلبي - الشكل للجنين النامي. البروزات موجودة على السطح الخارجي للجدر الجانبية لخلايا المعلق. العضيات مثل الدكتيوسومات (d)، الميتوكوندريا (m) السفيرسومات (s)، البلاستيدات (p) والأجسام الريبوسومات. (المعلم بالسهم) ما زالت موجودة في سيتوبلازم خلايا المعلق ولكن تناقصت كثافة الريبوسومات. $6860 \times$.

(From Schulz and Jensen, ⁴⁵⁸ Fig. 8, p. 147).

والاعتقاد السابق هو أن المعلق يعمل فقط على دفع الجنين التام، إلى نسيج الإندوسيرم المغذى، إلا أن الاعتقاد السائد حديثاً هو أن المعلق يقوم بوظيفة

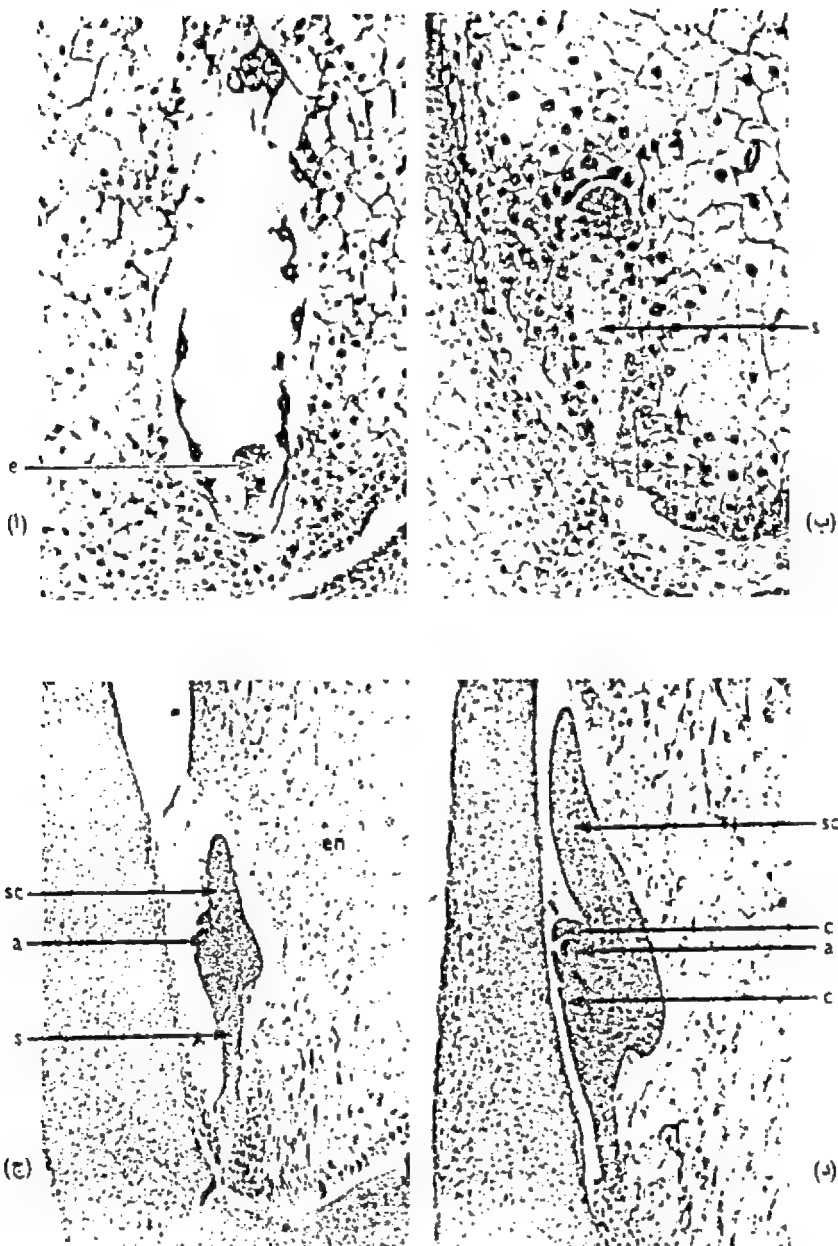
الامتصاص⁵⁵³. وأدلة التركيب الدقيق تؤيد فكرة أن كلاً من المعلق والخلية القاعدية يقوم بنشاط بوظيفة الامتصاص وانتقال المغذيات من الإندوسبرم وأغلفة الثمرة. وبروزات الجدار، التي تحتوي على ميتوكوندريا عديدة تتزامن معها، في زيادة سطح الامتصاص⁴⁵⁸. وفي جنين النجمة، أيضاً، يتضح أن المعلق يطور المواد البروتينية التي تبتلع الجنين أثناء فترة النمو السريع⁴¹⁶. ونمو الجدار للخارج ونمو الجدار للداخل في كيس الراعي تحمل تشابهاً مذهماً لتلك الخلايا التي سبق شرحها «لخلايا النقل» في الأجزاء المختلفة للنبات (انظر ص 81)³⁹⁴. ويعتقد أن هذه الخلايا أداة بواسطتها نجد أن الزيادة في السطح إلى حجم معدل خلايا برنشيمة البروتوبلاست يمكن أن تزيد من فعاليتها في نقل المحاليل. ومن هذه الناحية، سوف يتخصص المعلق في آلية النقل للجنين، وبروزات الجدار تزيد من فعالية الامتصاص من الإندوسبرم والأنسجة المغذية الأخرى، والعدد الكبير للروابط البلازمية في الجدر المستعرضة يساهم في المرور الحر للمواد عبر المعلق إلى الجنين.

التجارب التي زودت فيها أجنة كيس الراعي بالتايميدين - ^3H واليوريددين أوضحت أن النيوكليوسيدات لم تؤخذ بواسطة الأجنة الكرية، إلا إذا أضيف المانيتول، مما يقترح بأن هذه الإضافة تؤدي إلى التغير في النفاذية. ويتكون مرحلة الشكل القلبي يمكن أن يتحد الجنين مع النظائر المشعة⁴⁰⁷ معاً مع الأدلة المتعلقة بوظائف الامتصاص للمعلق، مما يقترح بأن فشل معظم الأجنة على النمو في المزرعة المعقمة إذا أزيلت من الكيس الجنيني قبل مرحلة الشكل - القلبي ربما لا يرجع إلى النقص في مواد الأيض الضرورية من جهة الافتقار إلى آلية فعالة لامتصاصها. والدراسات اللاحقة في هذه المجالات ربما تكون هامة.

التشكل الجنيني في الذرة (Embryogenesis in zea)

التشكل الجنيني في معظم ذوات الفلقة الواحدة مشابه للتشكل الجنيني في ذوات الفلقتين لغاية تكوين الشكل الصولجاني أو الطور الكري. وباستهلاك الفلقات يتلو النمو المميز، جنين الأعشاب النجيلية وهو معقد جداً، وتحتوي على تركيبات عديدة وتمائلها مشكوك فيه (انظر Brown⁶⁸، و Wardlaw⁵⁵³). وأهمية النجيليات إلى حد أن التشكل الجنيني في الذرة قد درس هنا باختصار.

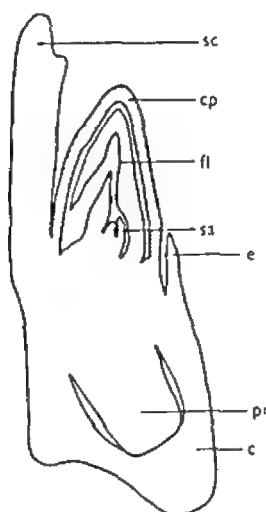
يصبح الحز واضحاً في إحدى جوانب الجنيني الصولجاني - الشكل تقريباً، والنمو إلى الخارج يتكون مباشرة فوق هذا؛ وتكون منشأ غمد البرعم الأولي Coleoptile (شكل 8-11). ويصبح النسيج الذي يوجد مباشرة تحت الحز قمة



(شكل 8-11) نمو أجنة الذرة. (أ) و (ب) أجنة تشبه - المضرب. 300 x. (ج) و (د) قمة السويقة فوق - الفلقية (أ) حدوث في (د) كلا الغمدين (c) والورقة الأولى موجودة. 45 x. e، الجنين؛ en، إندوسبرم؛ s، المعلق؛ sc، القصعة.

الغصن. وتحاط هذه القمة تدريجياً بواسطة غلاف غمد البرعم الأولي، وهنا تعتبر الورقة الأولى. وينمو الجزء العلوي للجنين بسرعة مكونة القصعة Scutellum، والتي تعتبر كفلقات. ويمكن اعتبار الجذر الابتدائي أنه يتميز داخلياً، والنسيج الموجود خارجه يعتبر غلاف الجذر أو mescotyl وينمو بين نقاط اتصال القصعة وغمد البرعم الأولي ومراحل التشكل الجنيني للذرة موضحة في شكل 8-11 والقمح 8-12.

والبشرة الخارجية (شكل 8-12) فسرت بطرق مختلفة، ثم قدم كفلقات أو جزء من واحدة⁶⁸.



(شكل 8-12) جنين كامل النموات نبات القمح. c، الكوليوريزا coleorhiza: cp، الغمد: e، الطبقة الخارجية: fl، الورقة الخضرية: pr، الجذر الابتدائي، sa، قمة الغصن: sc، القصعة. (From Brown, ⁶⁸ Fig. 1, p.219).

وتظهر الفلقة الواحدة في بعض الأحيان في ذوات الفلقة الواحدة طرفية، والمرستيم القمي جانبياً. والأدلة من ذوات الفلقتين التي تكون فلقة واحدة تؤيد فكرة أن الفلقة عبارة عن تركيب جانبي. ولقد اقترح حديثاً أن العديد من أنواع نباتات الفلقة الواحدة لنبات Dioscorea تحتوي على فلقتين، تقوم إحداهما بوظيفة الامتصاص وتبقى في الإندوسبرم، بينما تظهر الأخرى لتقوم بوظيفة الورقة³²⁷.

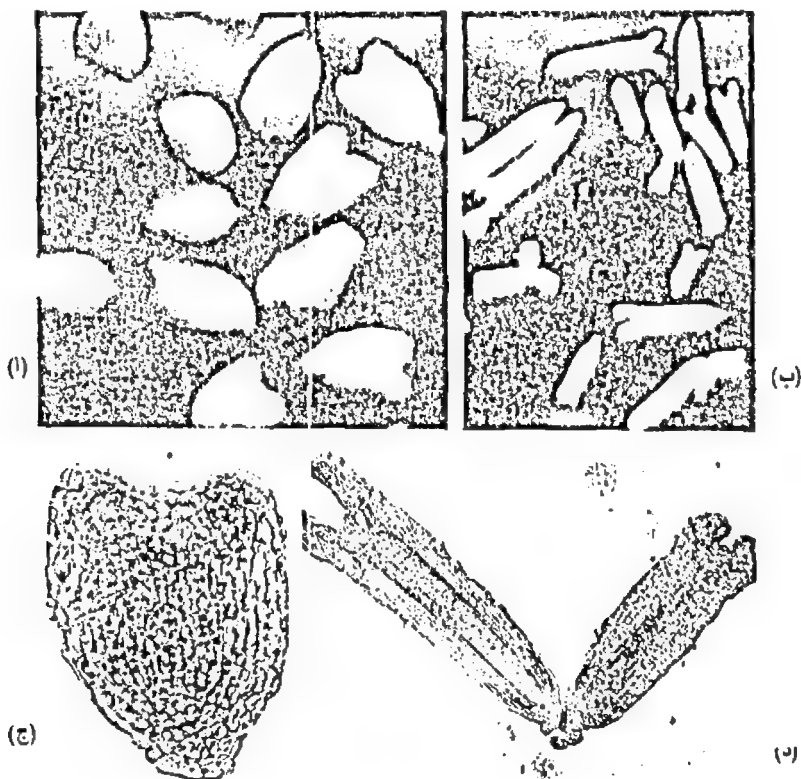
ولقد استعمل غمد البرعم الأولي بكثرة في دراسات الأكسين، ولا زال يستعمل في أحد اختبارات نشاط الأكسين³³⁰. وقد استطاع العديد من الباحث نقل الأجنة من

إحدى النباتات النجيلية إلى إندوسيرم من نوع آخر. ويمكن التوصل إلى نمو جيد في بعض حالات النقل. وبالطبع، يتضح أن الإندوسيرم يمكن أن يكون له تأثير هام على الأيض اللاحق للأجنة. وناقش Wardlaw هذه الدراسة ثانية⁵⁶¹.

(Embryoids)

الجنيني

تكوين التركيبات التي تشبه - الجنين، أو أشباه الجنين، في مزرعة الخلايا المفردة أو من المجاميع الصغيرة للحاء جذر الجذر أو أجنة الجذر أو قطع من العنق قد سبقت دراسته في فصل 2 من الجزء الأول¹²⁷، كما نوقش بالتفصيل في الكتاب الذي ألفه Street و Dpik⁴⁹⁷ والذي يتبع لهذه السلسلة. والبعض من هذه التركيبات مذهب في تشابهه للأجنة العادية (شكل 8-13). ولقد تساءل Haccius²³³



(شكل 8-13) أجنة الجذر البري. (a) مرحلة النمو القلبي. $60 \times$. (ب) الأجنة المسنة. $27 \times$. (ج) المرحلة القلبية المبكرة في القطاع الطولي $280 \times$. (د) جنينان مسنان اتصلا بواسطة معلق عام (s). $55 \times$. (From Halperin, ²³⁶, Figs. 8, 9, 21 and 35, pp. 445, 448 and 449).

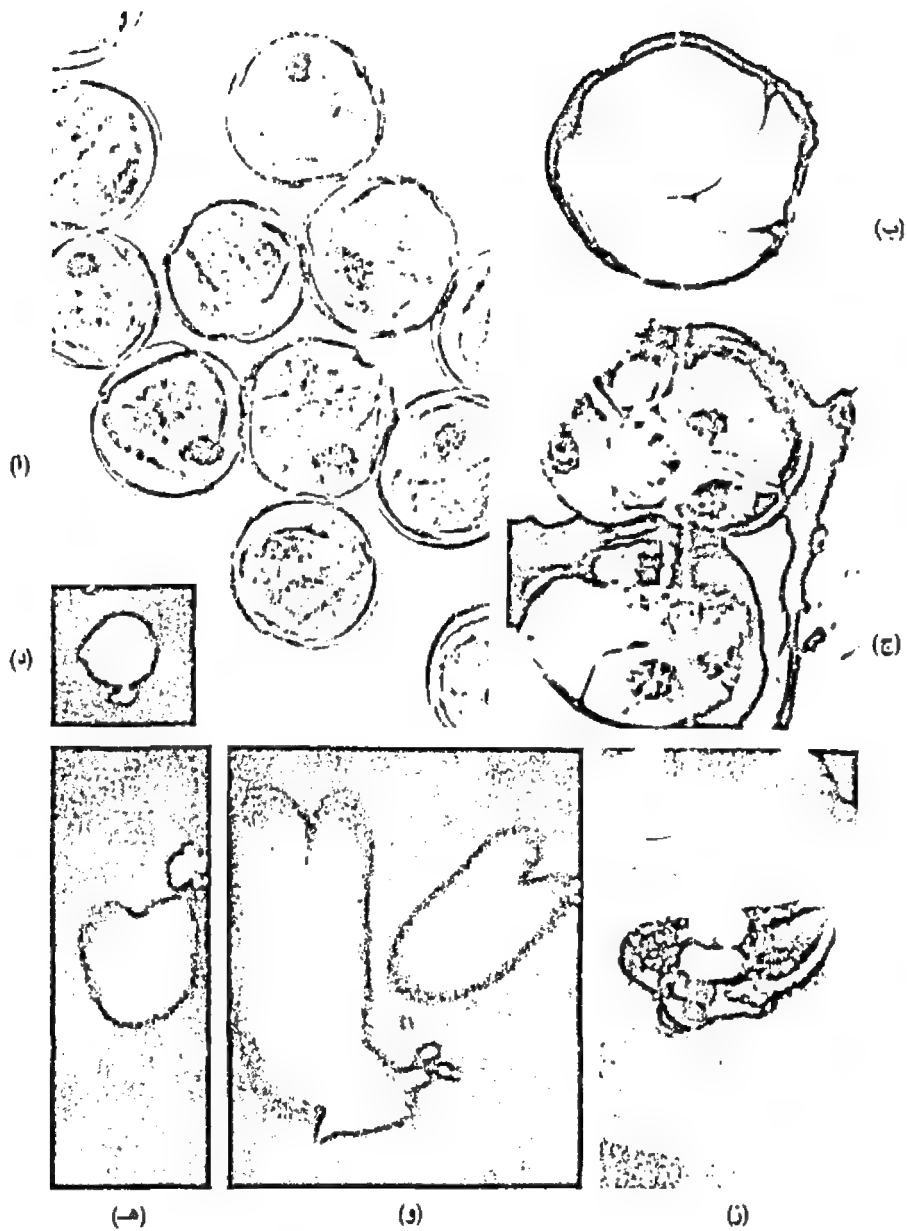
عمّا إذا كانت أشباه الجنين تمتلك معلقاً، واستنتج أن المعلق لا يمكن تحديده على انفراد وربما يعتبر كأجنة عرضية، بدون تطابق كامل مع الأجنة الزيجوتية. ولقد برهن Halperin²³⁶ أن المناطق التي تشبه المعلق في جنيني الجزر (شكل 8-13 د). تخزن في بعض الأحيان النشا وأيضاً في المنطقة التي تتحد فيها الجنيني. ولو أنه ربما تفي بوظيفة المعلقات، وبالتأكيد هي غير متطابقة مع معلقات الأجنة الزيجوتية. دراسات المجهر الإلكتروني لأشياء أجنة الجزر أوضحت مناطق أشباه المعلق العالية التحوصل من التركيبات التي تشبه الجنين الأولي عند الطرف الآخر من الجنيني، في أشباه الأجنة الفتية (شكل 8-14)²³⁷. ويتضح أن الاستقطاب يحدث في هذه التركيبات من الطور المبكر للنمو.



(شكل 8-14) تركيب الخلايا الأربعة يشبه الجنين الأولي من المعلق الغريالي لخلايا الجزر البري. توجد خلية - تشبه المعلق وبها حوصلة كبيرة و 3 خارجية، وخلايا مرستيمية كثيرة. 6820 x.
(From Halperin and Jensen,²³⁷ Fig.19, p.440 copyright Academic Press).

ولقد تم الحصول على النموات التي تشبه - الجنين التي من هذا النوع في الكثير من الأنواع النباتية المختلفة والأنسجة الجسدية (انظر Wardlaw⁵⁵⁹ و⁵⁶¹). وتتكون أشباه الأجنة من أعناق زهرة الحوذان حتى من البشرة التي لا زالت متصلة بالنبات³¹⁶. وحديثاً جداً، تم الحصول على أشباه الجذور من لقاح الداتورة²²² و²²³ والدخان³⁸³. وفي الدخان يمكن بسهولة الحصول على الكثير من أشباه الأجنة، إذا زرعت متوك الأزهار المأخوذة في مرحلة مناسبة في وسط يحتوي على السكروز. وحبوب اللقاح يجب أن تكون وحيدة النواة وخالية من النشا. وتماثل أشباه - الأجنة خلال مراحل النمو الكرية والقلبية الشكل ومراحل التطور (شكل 8-15) وأخيراً تكون ثباتاً عادياً وبه أزهار، لا تكون بذرة. وأشباه جذور اللقاح هامة لأنها تكونت من خلايا أحادية الصبغيات، هي نفسها أحادية الصبغيات، وتعطي نباتات أحادية الصبغيات. وبناء على ذلك تعتبر هذه التقنية ذات قيمة هامة لمربي النبات.

ودراسات أشباه الجذور مهمة لأنها تشير إلى أن الخلية المفردة من أي مصدر كانت، سواء كانت أحادية أم ثنائية الصبغيات، كثيراً ما تتبع منهجاً للنمو مشابهاً لما يحدث في زيجوت مغطاة البذور. وليس كل الخلايا المعزولة تنمو بهذه الطريقة، وأخص بالذكر تلك التي تتكون من النسيج الوسطي، التي نوقشت في فصل 5²⁹⁴ و²⁹⁵. وليس من الصعب تفسير تكوين الكرة الدائرية للخلايا من خلية واحدة، ولكن ترسيخ الاستقطاب، يؤدي إلى تمايز قمم الجذر والغصن، وتكوين «الفلقتين» بهذا التنظيم من الصعب فهمه في الخلايا النامية بحرية في وسط المزرعة. والدراسات التجريبية التالية لأشباه - الأجنة المحفزة سوف تساهم في فهمنا للعوامل المستخدمة في التشكل الجنيني العادي.



(شكل 8-15) الأجنة في الدخان. (ا) حبوب اللقاح عند وقت المزرعة، صبغت بواسطة تقنية Feulgen. 1500 x. (ب) حبة لقاح في متك المزرعة يوضح 3 خلايا داخل الجدار الداخلي. 920 x. (ج) الأجنة الفتية في متك المزرع 920 x. (د) الطور الكرى. 135. (هـ) المرحلة القلبية - الشكل للجنين - النامي. 135 x. (و) مرحلة الطورييد. 135 x. (ز) ظهور النبات من متك المزرع. لاحظ الفلقين. 5 x.

(by courtesy of DR. J. P. Nitsch, (a) - (c) from Witsch³⁸⁸ a Figs.5-7, p.396; (e) and (f).

ملحق (Appendix)

تجارب الفصل

كيفت التجارب اللاحقة للاستعمال في الفصل. والتعليمات* التفصيلية تتبع.

التحكم في نشاط الكامبيوم في السوق الخشبية

الهدف من هذه التجربة هو محاكاة تأثيرات البراعم النامية بنشاط على نشاط الكامبيوم الوعائي وتماييز نواتجه بتزويدها بهرمونات النمو المختلفة على انفراد ومتحدة. وتضاف الهرمونات في عجينة اللانولين للعقل الخشبية الخالية من البراعم.

لتحضير عجينة اللانولين، زن كمية من اللانولين اللامائي (وفي هذا المثال، حوالي 60 جرام) في مخيار سبق وزنه. اصهر اللانولين لمدة ليلة في فرن درجة حرارته حوالي 60 درجة مئوية. أضف الماء إلى اللانولين الاصفر ليصل وزنه 100 جرام، وامزجه بقوة. يتحول اللانولين إلى أبيض. ثم اتركه ليلة كاملة تحت درجة حرارة الغرفة، وفي اليوم اللاحق؛ امزج الماء الذي لم يمتزج مع الخليط. ذوب كمية مناسبة من بلورات الهرمون في كمية صغيرة من الكحول المطلق ثم أضف هذه الكمية إلى

(*) اقدم شكري للبروفيسور P.W.Waring لبعض التفاصيل التي تتعلق بتجربة السوق الخشبية، التي وضعت على دراسة منشورة بواسطته ومساعديه⁵⁶⁶ ،⁵⁶⁸ كما اقترحت بعض التحويلات الإضافية.

اللانولين اللامائي الدافئ. حركه بشدة لتتأكد من التوزيع المتجانس للهرمون. ولعمل كمنترول عجينة اللانولين، تضاف إلى كمية مشابهة من الكحول المطلق، بدون الهرمون، إلى اللانولين اللامائي.

والعقل الخشبية للقيقب أو المران أو الحور مواد مناسبة؛ ونتائج الحور جيدة. وهذه العقل يجب أن تكون في حالة غير ساكنة، أي، غير ساكنة تماماً، ولكن تم الحصول عليها قبل تفتح البراعم. والعقل الساقية يجب أن تكون اغصاناً نشطة النمو وعمرها سنة واحدة، والتي قد نمت حوالي 30-50 سم في السنة السابقة، ويجب أن يصل قطرها إلى حوالي 0.7-1.0 سم. وإذا كان ضرورياً، فيمكن أن تخزن في حجرة باردة (درجة حرارتها 5 درجات مئوية) لفترة قبل استعمالها.

يجب أن يكون طول العقل 15 سم (متجنباً الأجزاء النحيلة الموجودة على قمم العقلة) مع إزالة كل البراعم الجانبية. وأثناء فترة التجربة ربما يكون من الضروري إزالة البراعم الصغيرة الإضافية التي أهملت أو أن قطعها غير مناسب. ضع العقل في وعاء به ماء ثم أضف مستحضرات عجينة اللانولين إلى الطرف العلوي (القمة) المقطوع لكل عقله. حيث إن تكوين الجذور من أن إلى آخر يحدث قريباً من قاعدة العقل المعاملة بالهرمون أثناء فترة التجربة مما يقترح بأن المواد ربما تتحرك إلى أسفل من العقلة ثم إلى الماء، ومن المهم أن العقل التي تعطي معاملات مختلفة يجب أن توضع في وعاء منفصل.

أجر أربع معاملات على عقل نفس النوع كما يلي:

- 1 - لانولين فقط (المنترول).
- 2 - 500 جزء من المليوم من أ ح خ في عجينة اللانولين.
- 3 - 500 جزء من المليوم من ج أو في عجينة اللانولين.
- 4 - خليط من أ ح خ و ج أو في عجينة اللانولين كلاهما بتركيز 500 جزء من المليون.

أضف عجينة اللانولين بسخاء في طرف القمة الحديثة القطع لكل قطعة، تأكد بأن الجزء المقطوع مغطى تماماً. ضع كمية جديدة كل 3-4 أيام مع إزالة طبقة رقيقة تحت الطبقة السابقة قبل الإضافة الجديدة. ويمكن إزالة اللانولين القديم بقطعه من الشاش التنظيف على فترات من 2 و 5 أيام بين الإضافات أيضاً كافية، ولكن يجب أن تضاف كمية جديدة مرتين كل أسبوع بجدول محدد. ويجب أن تحفظ

مستحضرات اللانولين في مبرد، ويجب إخراجها من الثلاجة بساعة أو ساعتين قبل الاستعمال. مع ترقيم كل عقلة بطريقة مناسبة.

والطريقة المناسبة لإزالة الشرائح من الأطراف المقطوعة للعقل مع وضع العقل أفقياً على منضدة العمل مع وضع قواعد العقل على بعد بوصات قليلة خارج المنضدة. ضع السكين الحاد قريباً من الجزء المراد قطعه وأمسكه باليد اليمنى (إذا كنت تستعمل يدك اليمنى)؛ وفي نفس الوقت امسك العقلة بيدك اليسرى ثم حركها. هذه الطريقة مفيدة وخاصة عندما يراد قطع عقلة طويلة، على سبيل المثال، عند بداية التجربة.

وبعد 3 أسابيع، يجب أن تقطع قطاعات عرضية على مسافة تصل إلى حوالي 1 سم أو أقل بقليل من المنطقة المعاملة لكل العقلة. يمكن قطع القطاعات بسهولة بسكين أو شفرة حادة، أو على الميكروتوم المنزلق. ويمكن الحصول على صبغ مختلفة وجيدة بوضع القطاعات لمدة دقائق قليلة من محلول أزرق التولويدين Toluidine blue³⁹⁰، ثم تغسل بالماء أو جلسرين مخفف. وتصيب هذه المادة العناصر الملجنة للخشب الثانوي بلون أزرق - مخضر، واللحاء والكامبيوم ومنطقة الكامبيوم غير المتمايزة بلون أرجواني.

التحكم في نشاط الكامبيوم الوعائي في السوق العشبية

إن نباتات الفاصوليا التي يصل عمرها إلى 14 يوماً (يعتمد على ظروف النمو) تعتبر مادة مناسبة. اقطع قمة النبات فوق السلمية المناسبة (من المحتمل العلوية التي أصبحت ممتدة). اقطع قطاعات عرضية لهذه السلميات ثم اصبغها بأزرق التولويدين³⁹⁰. إفحص وجود الكامبيوم الوعائي والأنسجة الوعائية الثانوية. يجب أن تكون السلميات المراد معاملتها خالية من التمايز الثانوي للأنسجة. وفي اليوم الرابع عشر من عمر النباتات تعتبر السلمية الموجودة تحت الورقة الأولى الثلاثية الوريقات مناسبة (شكل 4-8 أ).

وبعد انتقاء السلمية المراد معاملتها، اقطع رأس النبات فوق هذه السلمية. أترك بعض النباتات متصلة ككنترول. ضع الكبسولات المرقمة* أو مختلفة الألوان تحتوي على المحاليل المختلفة المطلوب وضعها على النباتات المقطوعة الرأس:

(*) تستعمل هذه الكبسولات البلاستيكية لطرادة الجهر الإلكتروني. وهي مناسبة لهذا العمل حيث يمكن أن توضع عليها بقع ملونة للتمييز بين المعاملات المختلفة مع ترك الغطاء مفتوحاً بعد الإضافة.

Further Reading

- CARLQUIST, S. (1961). *Comparative Plant Anatomy*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- CLOWES, F. A. L. (1961). *Apical Meristems*. Blackwell, Oxford.
- CLOWES, F. A. L. and JUNIPER, B. E. (1968). *Plant Cells*. Blackwell, Oxford.
- CUTLER, D. F. (1969). *Anatomy of the Monocotyledons*. IV. *Juncaceae*. General editor, C. R. Metcalfe. Clarendon Press, Oxford.
- CUTTER, E. G. (1969). *Plant Anatomy: Experiment and Interpretation*. Part 1. *Cells and Tissues*. Edward Arnold, London.
- DAVIS, G. L. (1966). *Systematic Embryology of the Angiosperms*. Wiley, New York.
- EAMES, A. J. (1961). *Morphology of the Angiosperms*. McGraw-Hill, New York.
- EAMES, A. J. and MACDANIELS, L. H. (1947). *An Introduction to Plant Anatomy*. 2nd edition. McGraw-Hill, New York and London.
- ESAU, K. (1960). *Anatomy of Seed Plants*. Wiley, New York.
- ESAU, K. (1965). *Plant Anatomy*. 2nd edition. Wiley, New York.
- ESAU, K. (1965). *Vascular Differentiation in Plants*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- FAHN, A. (1967). *Plant Anatomy*. (Translated from the Hebrew by Sybil Broido-Altman.) Pergamon Press, Oxford.
- FOSTER, A. S. (1949). *Practical Plant Anatomy*. 2nd edition. Van Nostrand, New York.
- MAHESHWARI, P. (1950). *An Introduction to the Embryology of Angiosperms*. McGraw-Hill, New York.
- METCALFE, C. R. (1960). *Anatomy of the Monocotyledons*. I. *Gramineae*. Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C. R. and CHALK, L. (1950). *Anatomy of the Dicotyledons*. Vols. I and II. Clarendon Press, Oxford.
- TOMLINSON, P. B. (1961). *Anatomy of the Monocotyledons*. II. *Palmae*. General editor, C. R. Metcalfe. Clarendon Press, Oxford.
- TOMLINSON, P. B. (1969). *Anatomy of the Monocotyledons*. III. *Commelinales-Zingiberales*. General editor, C. R. Metcalfe. Clarendon Press, Oxford.
- WARDLAW, C. W. (1955). *Embryogenesis in Plants*. Methuen, London.
- WARDLAW, C. W. (1965). *Organization and Evolution in Plants*. Longmans, London.
- WARDLAW, C. W. (1968). *Morphogenesis in Plants*. Methuen, London.

References

1. AUBE, E. C., PHINNEY, B. O. and BAER, D. F. (1951). The growth of the shoot apex in maize: internal features. *Am. J. Bot.*, **38**, 744-751.
2. ADDICOTT, F. T. (1965). Physiology of abscission. *Handb. PflPhysiol.*, **15**, **2**, 1094-1126.
3. AGHION, D. (1962). Conditions expérimentales conduisant à l'initiation et au développement de fleurs à partir de la culture stérile de fragments de tige de tabac. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **255**, 993-995.
4. ALFIERI, I. R. and EVERT, R. F. (1968). Analysis of meristematic activity in the root tip of *Melilotus alba* Desr. *New Phytol.*, **67**, 641-647.
5. ALLSOPP, A. (1953). Experimental and analytical studies of pteridophytes. XXI. Investigations on *Marsilea*. 3. The effect of various sugars on development and morphology. *Ann. Bot., N.S.*, **17**, 447-463.
6. ALLSOPP, A. (1962). The effects of gibberellic acid on morphogenesis in *Marsilea drummondii* A. Br. *Phyromorphology*, **12**, 1-10.
7. ALLSOPP, A. (1963). Morphogenesis in *Marsilea*. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, **58**, 417-427.
8. ALLSOPP, A. (1964). Shoot morphogenesis. *A. Rev. Pl. Physiol.*, **15**, 225-254.
9. ALLSOPP, A. (1965a). The significance for development of water supply, osmotic relations and nutrition. *Handb. PflPhysiol.*, **15**, **1**, 504-552.
10. ALLSOPP, A. (1965b). Heteroblastic development in cormophytes. *Handb. PflPhysiol.*, **15**, **1**, 1172-1221.
11. ALLSOPP, A. (1965c). Land and water forms: physiological aspects. *Handb. PflPhysiol.*, **15**, **1**, 1236-1255.
12. ALLSOPP, A. (1967). Heteroblastic development in vascular plants. *Adv. Morphogen.*, **6**, 127-171.
13. AMIR, J. (1969). A study on the reproductive stage of the groundnut *Arachis hypogaea* L. Induction of pod setting in the upper-nodal gynophores. *Ann. Bot., N.S.*, **33**, 333-338.
14. ANGOLD, R. E. (1968). The formation of the generative cell in the pollen grain of *Endymion non-scriptus* (L.). *J. Cell Biol.*, **3**, 573-578.
15. ANKER, L. (1968). On gravi-sensitivity in plants. *Acta bot. neerl.*, **17**, 385-389.
16. ARBER, A. (1946). Goethe's botany. *Chron. Bot.*, **10**, 63-126.
17. ARNOLD, C. A. (1940). A note on the origin of the lateral rootlets of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. *Am. J. Bot.*, **27**, 728-730.

18. ARNOTT, H. J. (1962). The seed, germination, and seedling of *Yucca*. *Univ. Calif. Publs Bot.*, 35, 1-164.
19. ARZEE, T., LIPSHITZ, N. and WASEL, Y. (1968). The origin and development of the phellogen in *Robinia pseudacacia* L. *New Phytol.*, 67, 87-93.
20. AVERY, G. S., JR. (1933). Structure and development of the tobacco leaf. *Am. J. Bot.*, 20, 565-592.
21. BACQUAR, S. R. and AFAC HUSAIN, S. (1969). Cytoplasmic channels and chromatin migration in the meiocytes of *Arnebia hispidissima* (Sieb.) DC. *Ann. Bot., N.S.*, 33, 821-831.
22. BALATINECZ, J. J. and FARRAR, J. L. (1966). Pattern of renewed cambial activity in relation to exogenous auxin in detached woody shoots. *Can. J. Bot.*, 44, 1108-1110.
23. BALATKOVÁ, V. and TUPÝ, J. (1968). Test-tube fertilization in *Nicotiana tabacum* by means of an artificial pollen tube culture. *Biologia Pl.*, 10, 266-270.
24. BALFOUR, E. (1958). The development of the vascular systems of *Macropiper excelsum* Forst. II. The mature stem. *Phytomorphology*, 8, 224-233.
25. BALL, E. (1941). The development of the shoot apex and of the primary thickening meristem in *Phoenix canariensis* Chanb., with comparisons to *Washingtonia filifera* Wats. and *Trachycarpus excelsa* Wendl. *Am. J. Bot.*, 28, 820-832.
26. BALL, E. (1952). Morphogenesis of shoots after isolation of the shoot apex of *Lupinus albus*. *Am. J. Bot.*, 39, 167-191.
27. BALL, E. (1955). On certain gradients in the shoot tip of *Lupinus albus*. *Am. J. Bot.*, 42, 509-521.
28. BALL, E. (1956). Growth of the embryo of *Ginkgo biloba* under experimental conditions. II. Effects of a longitudinal split in the tip of the hypocotyl. *Am. J. Bot.*, 43, 802-810.
29. BALL, E. (1960). Cell divisions in living shoot apices. *Phytomorphology*, 10, 377-396.
30. BARBER, J. T. and STEWARD, F. C. (1968). The proteins of *Tulipa* and their relation to morphogenesis. *Devl Biol.*, 17, 326-349.
31. BARKER, W. G. (1969). Growth and development of the banana plant. Gross leaf emergence. *Ann. Bot., N.S.*, 33, 523-535.
32. BARLOW, P. W. (1969). Cell growth in the absence of division in a root meristem. *Planta*, 88, 215-223.
33. BARNELL, E. (1939). Studies in tropical fruits. V. Some anatomical aspects of fruit-fall in two tropical arboreal plants. *Ann. Bot., N.S.*, 3, 77-89.
34. BARNELL, H. R. and BARNELL, E. (1945). Studies in tropical fruits. XVI. The distribution of tannins within the banana and the changes in their condition and amount during ripening. *Ann. Bot., N.S.*, 9, 77-99.
35. BASFORD, K. H. (1961). Morphogenetic responses to gibberellic acid of a radiation-induced mutant dwarf in groundsel, *Senecio vulgaris* L. *Ann. Bot., N.S.*, 25, 279-302.
36. BAYER, D. E., FOY, C. L., MALLORY, T. E. and CUTTER, E. G. (1967). Morphological and histological effects of trifluralin on root development. *Am. J. Bot.*, 54, 945-952.

37. BECKER, D. A. (1968). Stem abscission in the tumbleweed, *Psoralea*. *Am. J. Bot.*, **55**, 753-756.
38. BELL, P. R. and WOODCOCK, C. L. F. (1968). *The Diversity of Green Plants*. Edward Arnold, London.
- 38a. BERNIER, G. (1964). Étude histophysiologique et histochimique de l'évolution du méristème apicale de *Sinapis alba* L., cultivé en milieu conditionné et en diverses durées de jour favorables ou défavorables à la mise à fleurs. *Mem. Acad. r. Belg. Cl. Sci.* 4°, **16**, 1-149.
39. BERNIER, G. (1966). The morphogenetic role of the apical meristem in higher plants. *Les Congrès et Colloques de l'Université de Liège*, **38**, Les Phytohormones et l'Organogenèse, 151-211.
40. BERNIER, G. (1969). *Sinapis alba* L. In *The Induction of Flowering*, EVANS, L. T., 305-327. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.
41. BERNIER, G., BRONCHART, R. and JACQARD, A. (1964). Action of gibberellic acid on the mitotic activity of the different zones of the shoot apex of *Rudbeckia bicolor* and *Perilla nankinensis*. *Planta*, **61**, 236-244.
42. BHAR, D. S. and RADFORTH, N. W. (1969). Vegetative and reproductive development of shoot apices of *Pharbitis nil* as influenced by photoperiodism. *Can. J. Bot.*, **47**, 1403-1406.
43. BIENIEK, M. E. and MILLINGTON, W. F. (1967). Differentiation of lateral shoots as thorns in *Ulex europaeus*. *Am. J. Bot.*, **54**, 61-70.
44. BIENIEK, M. E. and MILLINGTON, W. F. (1968). Thorn formation in *Ulex europaeus* in relation to environmental and endogenous factors. *Bot. Gaz.*, **129**, 145-150.
45. BISALPUTRA, T., DOWNTON, W. J. S. and TREGUNNA, E. B. (1969). The distribution and ultrastructure of chloroplasts in leaves differing in photosynthetic carbon metabolism. I. Wheat, *Sorghum* and *Aristida* (Gramineae). *Can. J. Bot.*, **47**, 15-21.
46. BLOCH, R. (1946). Differentiation and pattern in *Monstera deliciosa*. The idioblastic development of the trichosclereids in the air root. *Am. J. Bot.*, **33**, 544-551.
47. BOKE, N. H. (1940). Histogenesis and morphology of the phyllode in certain species of *Acacia*. *Am. J. Bot.*, **27**, 73-90.
48. BOKE, N. H. (1948). Development of the perianth in *Vinca rosea* L. *Am. J. Bot.*, **35**, 413-423.
49. BOKE, N. H. (1949). Development of the stamens and carpels in *Vinca rosea* L. *Am. J. Bot.*, **36**, 535-547.
50. BONNETT, H. T., Jr. (1968). The root endodermis: fine structure and function. *J. Cell Biol.*, **37**, 199-205.
51. BONNETT, H. T., Jr. (1969). Cortical cell death during lateral root formation. *J. Cell Biol.*, **40**, 144-159.
52. BONNETT, H. T., Jr. and TORREY, J. G. (1966). Comparative anatomy of endogenous bud and lateral root formation in *Convolvulus arvensis* roots cultured *in vitro*. *Am. J. Bot.*, **53**, 496-507.
53. BOOTH, A., MOORBY, J., DAVIES, C. R., JONES, H. and WAREING, P. F. (1962). Effects of indolyl-3-acetic acid on the movement of nutrients within plants. *Nature, Lond.*, **194**, 204-205.
54. BORCHERT, R. (1965). Gibberellic acid and rejuvenation of apical meristems in *Acacia melanoxylon*. *Naturwissenschaften*, **52**, 65-66.
55. BORNMAN, C. H. (1967a). The relationship between tylosis and abscission in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) explants. *S. Afr. J. agric. Sci.*, **10**, 143-154.

56. BORNMAN, C. H. (1967b). Some ultrastructural aspects of abscission in *Coleus* and *Gossypium*. *S. Afr. J. Sci.*, **63**, 325-331.
57. BORNMAN, C. H., ADDICOTT, F. T., LYON, J. L., and SMITH, O. E. (1968). Anatomy of gibberellin-induced stem abscission in cotton. *Am. J. Bot.*, **55**, 369-375.
58. BORNMAN, C. H., SPURR, A. R. and ADDICOTT, F. T. (1967). Abscisin, auxin, and gibberellin effects on the developmental aspects of abscission in cotton (*Gossypium hirsutum*). *Am. J. Bot.*, **54**, 125-135.
59. BORNMAN, C. H., SPURR, A. R. and ADDICOTT, F. T. (1969). Histochemical localization by electron microscopy of pectic substances in abscising tissue. *Jl S. Afr. Bot.*, **35**, 253-264.
60. BOSTRACK, J. M. and MILLINGTON, W. F. (1962). On the determination of leaf form in an aquatic heterophyllous species of *Ranunculus*. *Bull. Torrey bot. Club*, **89**, 1-20.
61. BOWES, B. G. (1961). Inequality in the development of the axillary members in *Glechoma hederacea* L. *Ann. Bot.*, N.S., **25**, 391-406.
62. BOWES, B. G. (1963). The structure and development of the vegetative shoot apex in *Glechoma hederacea* L. *Ann. Bot.*, N.S., **27**, 357-364.
63. BOWES, B. G. (1965). The ultrastructure of the shoot apex and young shoot of *Glechoma hederacea* L. *Cellule*, **65**, 351-356.
64. BRINK, R. A. and COOPER, D. C. (1947). The endosperm in seed development. *Bot. Rev.*, **13**, 423-541.
65. BROWN, C. L. (1964). The influence of external pressure on the differentiation of cells and tissues cultured *in vitro*. In *The Formation of Wood in Forest Trees*, ZIMMERMANN, M. H., 389-404. Academic Press, New York.
66. BROWN, C. L. and SAX, K. (1962). The influence of pressure on the differentiation of secondary tissues. *Am. J. Bot.*, **49**, 683-691.
67. BROWN, J. A. M., MIKSCH, J. P. and SMITH, H. H. (1964). An analysis of H^3 -thymidine distribution throughout the vegetative meristem of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Rad. Bot.*, **4**, 107-113.
68. BROWN, W. V. (1960). The morphology of the grass embryo. *Phytomorphology*, **10**, 215-223.
69. BRUMFIELD, R. T. (1943). Cell-lineage studies in root meristems by means of chromosome rearrangements induced by X-rays. *Am. J. Bot.*, **30**, 101-110.
70. BÜNNING, E. (1952a). Morphogenesis in plants. *Surv. biol. Prog.*, **2**, 105-140.
71. BÜNNING, E. (1952b). Weitere Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge in Wurzeln. *Z. Bot.*, **40**, 385-406.
72. BUTCHER, D. N. and STREET, H. E. (1964). Excised root culture. *Bot. Rev.*, **30**, 513-586.
73. BUTLER, R. D. and LANE, G. R. (1959). The study of apical development in relation to etiolation. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, **56**, 170-176.
74. BUVAT, R. (1952). Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques dicotylédones. *Annls Sci. nat. (Bot.)*, Sér. **11**, **13**, 199-300.
75. BUVAT, R. (1955). Le méristème apical de la tige. *Année biol.*, **31**, 596-656.
76. BYSTROM, B. G., GLATER, R. B., SCOTT, F. M. and BOWLER, E. S. C. (1968). Leaf surface of *Beta vulgaris*—electron microscope study. *Bot. Gaz.*, **129**, 133-138.

77. CARR, D. J. and PATE, J. S. (1967). Ageing in the whole plant. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **21**, 559-599.
78. CARUSO, J. L. and CUTTER, E. G. (1966). Proliferation of cells in the central cylinder of the reduced mutant in lanceolate tomato. *Science, N. Y.*, **154**, 1021-1023.
79. CARUSO, J. L. and CUTTER, E. G. (1970). Morphogenetic aspects of a leafless mutant in tomato. II. Induction of a vascular cambium. *Am. J. Bot.*, **57**, 420-429.
80. CASPERSON, G. (1965). Über endogene Faktoren der Reaktionsholzbildung. I. Wuchsstoffapplikation an Kastanienepikotylen. *Planta*, **64**, 225-240.
81. CASPERSON, G. (1968). Wirkung von Wuchs- und Hemmstoffen auf die Kambiumtätigkeit und Reaktionsholzbildung. *Physiologia Pl.*, **21**, 1312-1321.
82. CHEADLE, V. I. (1937). Secondary growth by means of a thickening ring in certain monocotyledons. *Bot. Gaz.*, **98**, 535-555.
83. CHOUARD, P. (1936). La nature et le rôle des formations dites 'secondaires' dans l'édification de la tige des monocotylédones. *Bull. bot. Soc. Fr.*, **83**, 819-836.
84. CHURCH, A. H. (1904). *On the Relation of Phyllotaxis to Mechanical Laws*. Williams and Norgate, London.
- 84a. CHURCH, A. H. (1920). *On Problems of Phyllotaxis*. Oxford bot. Mem. no. 6.
85. CLOWES, F. A. L. (1950). Root apical meristems of *Fagus sylvatica*. *New Phytol.*, **49**, 248-268.
86. CLOWES, F. A. L. (1953). The cytogenenerative centre in roots with broad columellas. *New Phytol.*, **52**, 48-57.
87. CLOWES, F. A. L. (1954). The promeristem and the minimal constructional centre in grass root apices. *New Phytol.*, **53**, 108-116.
88. CLOWES, F. A. L. (1956a). Nucleic acids in root apical meristems of *Zea*. *New Phytol.*, **55**, 29-34.
89. CLOWES, F. A. L. (1956b). Localization of nucleic acid synthesis in root meristems. *J. exp. Bot.*, **7**, 307-312.
90. CLOWES, F. A. L. (1957). Chimeras and meristems. *Heredity*, **11**, 141-148.
91. CLOWES, F. A. L. (1958a). Development of quiescent centres in root meristems. *New Phytol.*, **57**, 85-88.
92. CLOWES, F. A. L. (1958b). Protein synthesis in root meristems. *J. exp. Bot.*, **9**, 229-238.
93. CLOWES, F. A. L. (1959a). Apical meristems of roots. *Biol. Rev.*, **34**, 501-529.
94. CLOWES, F. A. L. (1959b). Reorganization of root apices after irradiation. *Ann. Bot., N.S.*, **23**, 205-210.
95. CLOWES, F. A. L. (1959c). Adenine incorporation and cell division in shoot apices. *New Phytol.*, **58**, 16-19.
96. CLOWES, F. A. L. (1961a). *Apical Meristems*. Blackwell, Oxford.
97. CLOWES, F. A. L. (1961b). Duration of the mitotic cycle in a meristem. *J. exp. Bot.*, **12**, 283-293.
98. CLOWES, F. A. L. (1961c). Effects of β -radiation on meristems. *Expl Cell Res.*, **25**, 529-534.
99. CLOWES, F. A. L. (1962). Rates of mitosis in a partially synchronous meristem. *New Phytol.*, **61**, 111-118.

100. CLOWES, F. A. L. (1964). The quiescent centre in meristems and its behaviour after irradiation. *Brookhaven Symp. Biol.*, **16**, 46-58.
101. CLOWES, F. A. L. (1965a). Synchronization in a meristem by 5-amino-uracil. *J. exp. Bot.*, **16**, 581-586.
102. CLOWES, F. A. L. (1965b). Meristems and the effect of radiation on cells. *Endeavour*, **24**, 8-12.
103. CLOWES, F. A. L. (1965c). The duration of the G₁ phase of the mitotic cycle and its relation to radiosensitivity. *New Phytol.*, **64**, 355-359.
104. CLOWES, F. A. L. (1968). The DNA content of the cells of the quiescent centre and root cap of *Zea mays*. *New Phytol.*, **67**, 631-639.
105. CLOWES, F. A. L. and JUNIPER, B. E. (1964). The fine structure of the quiescent centre and neighbouring tissues in root meristems. *J. exp. Bot.*, **15**, 622-630.
106. CLOWES, F. A. L. and STEWART, H. E. (1967). Recovery from dormancy in roots. *New Phytol.*, **66**, 115-123.
107. COGGINS, C. W., Jr. and HIELD, H. Z. (1968). Plant-growth regulators. In *The Citrus Industry*, II, REUTHER, W., BATCHELOR, L. D. and WEBBER, H. J., 371-389. Univ. California, Div. Agric. Sci.
108. COOK, C. D. K. (1969). On the determination of leaf form in *Ranunculus aquatilis*. *New Phytol.*, **68**, 469-480.
109. COOKE, G. B. (1948). Cork and cork products. *Econ. Bot.*, **2**, 393-402.
110. CORNER, E. J. H. (1951). The leguminous seed. *Phytomorphology*, **1**, 117-150.
111. CORSON, G. E., Jr. (1969). Cell division studies of the shoot apex of *Datura stramonium* during transition to flowering. *Am. J. Bot.*, **56**, 1127-1134.
112. CORSON, G. E., Jr. and GIFFORD, E. M., Jr. (1969). Histochemical studies of the shoot apex of *Datura stramonium* during transition to flowering. *Phytomorphology*, **19**, 189-196.
113. CÔTÉ, W. A., Jr. and DAY, A. C. (1965). Anatomy and ultrastructure of reaction wood. In *Cellular Ultrastructure of Woody Plants*, CÔTÉ, W. A., Jr., 391-418. Syracuse University Press.
114. CRANE, J. C. and PUNSM, P. (1956). Comparative growth of the endosperm and the embryo in unsprayed and 2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid sprayed Royal and Tilton apricots. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, **68**, 96-104.
115. CRONSHAW, J. and MOREY, P. R. (1965). Induction of tension wood by 2,3,5-tri-iodobenzoic acid. *Nature, Lond.*, **205**, 816-818.
116. CRONSHAW, J. and MOREY, P. R. (1968). The effect of plant growth substances on the development of tension wood in horizontally inclined stems of *Acer rubrum* seedlings. *Protoplasma*, **65**, 379-391.
117. CROSS, G. L. (1936). The structure of the growing point and the development of the bud scales of *Morus alba* L. *Bull. Torrey bot. Club*, **63**, 451-465.
118. CROSS, G. L. (1937). The origin and development of the foliage leaves and stipules of *Morus alba*. *Bull. Torrey bot. Club*, **64**, 145-163.
119. CROSS, G. L. and JOHNSTON, T. J. (1941). Structural features of the shoot apices of diploid and colchicine-induced, tetraploid strains of *Vincetoxicum L.* *Bull. Torrey bot. Club*, **68**, 618-635.
120. CUSICK, F. (1956). Studies of floral morphogenesis. I. Median bisections of flower primordia in *Primula bulleyana* Forrest. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **63**, 153-166.

121. CUSICK, F. (1966). On phylogenetic and ontogenetic fusions. In *Trends in Plant Morphogenesis*, CUTTER, E. G., et al., 170-183. Longmans, London.
122. CUTTER, E. G. (1957). Studies of morphogenesis in the Nymphaeaceae. I. Introduction: some aspects of the morphology of *Nuphar lutea* (L.) Sm. and *Nymphaea alba* L. *Phytomorphology*, **7**, 45-56.
123. CUTTER, E. G. (1959). On a theory of phyllotaxis and histogenesis. *Biol. Rev.*, **34**, 243-263.
124. CUTTER, E. G. (1961). The inception and distribution of flowers in the Nymphaeaceae. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, **172**, 93-100.
125. CUTTER, E. G. (1965). Recent experimental studies of the shoot apex and shoot morphogenesis. *Bot. Rev.*, **31**, 7-113.
126. CUTTER, E. G. (1967). Morphogenesis and developmental potentialities of unequal buds. *Phytomorphology*, **17**, 437-445.
127. CUTTER, E. G. (1969). *Plant Anatomy: Experiment and Interpretation*. Part I. *Cells and Tissues*. Edward Arnold, London.
128. CUTTER, E. G. and FELDMAN, L. J. (1970a). Trichoblasts in *Hydrocharis*. I. Origin, differentiation, dimensions and growth. *Am. J. Bot.*, **57**, 190-201.
129. CUTTER, E. G. and FELDMAN, L. J. (1970b). Trichoblasts in *Hydrocharis*. II. Nucleic acids, proteins and a consideration of cell growth in relation to endopolyploidy. *Am. J. Bot.*, **57**, 202-211.
130. DALE, J. E. (1965). Leaf growth in *Phaseolus vulgaris*. 2. Temperature effects and the light factor. *Ann. Bot.*, N.S., **29**, 293-308.
131. DALE, J. E. (1968). Cell growth in expanding primary leaves of *Phaseolus*. *J. exp. Bot.*, **19**, 322-332.
132. DAVIS, E. L. (1961). Medullary bundles in the genus *Dahlia* and their possible origin. *Am. J. Bot.*, **48**, 108-113.
133. DAVIS, G. J. (1967). *Proserpinaca*: photoperiodic and chemical differentiation of leaf development and flowering. *Pl. Physiol.*, Lancaster, **42**, 667-668.
134. DAVIS, G. L. (1966). *Systematic Embryology of the Angiosperms*. Wiley, New York.
135. DENNE, M. P. (1959). Leaf development in *Narcissus pseudonarcissus* L. I. The stem apex. *Ann. Bot.*, N.S., **23**, 121-129.
136. DENNE, M. P. (1960). Leaf development in *Narcissus pseudonarcissus* L. II. The comparative development of scale and foliage leaves. *Ann. Bot.*, N.S., **24**, 32-47.
137. DENNE, M. P. (1966a). Morphological changes in the shoot apex of *Trifolium repens* L. I. Changes in the vegetative apex during the plastochron. *N. Z. J. Bot.*, **4**, 300-314.
138. DENNE, M. P. (1966b). Diurnal and plastochronic changes in the shoot apex of *Tradescantia fluminensis* Vell. *N. Z. J. Bot.*, **4**, 444-454.
139. DENNE, M. P. (1966c). Leaf development in *Trifolium repens*. *Bot. Gaz.*, **127**, 202-210.
140. DE VRIES, H. A. M. A. (1968a). Development of the structure of the normal smooth cuticle of the apple 'Golden Delicious'. *Acta bot. neerl.*, **17**, 229-241.
141. DE VRIES, H. A. M. A. (1968b). Development of the structure of the russeted apple skin. *Acta bot. neerl.*, **17**, 405-415.
142. DIGBY, J. and WANGERMAN, E. (1965). A note on the effect of the shoot and root apex on secondary thickening in pea radicles. *New Phytol.*, **64**, 168-170.

143. DIGBY, J. and WAREING, P. F. (1966a). The effect of applied growth hormones on cambial division and the differentiation of the cambial derivatives. *Ann. Bot., N.S.*, 30, 539-548.
144. DIGBY, J. and WAREING, P. F. (1966b). The relationship between endogenous hormone levels in the plant and seasonal aspects of cambial activity. *Ann. Bot., N.S.*, 30, 607-622.
145. DIGBY, J. and WAREING, P. F. (1966c). The effect of growth hormones on cell division and expansion in liquid suspension cultures of *Acer pseudoplatanus*. *J. exp. Bot.*, 17, 718-725.
146. DITTMER, H. J. and TALLEY, B. P. (1964). Gross morphology of tap roots of desert cucurbits. *Bot. Gaz.*, 125, 121-126.
147. DOBBINS, D. R. (1969). Studies on the anomalous cambial activity in *Doxantha unguis-cati* (Bignoniaceae). I. Development of the vascular pattern. *Can. J. Bot.*, 47, 2101-2106.
148. DOBBINS, D. R. (1971). *Studies on anomalous cambial activity in Doxantha unguis-cati* (Bignoniaceae). Ph.D. dissertation, Univ. of Massachusetts.
149. DORE, J. (1965). Physiology of regeneration in cormophytes. *Handb. PflPhysiol.*, 15, 2, 1-91.
150. DOSTÁL, R. (1967). *On Integration in Plants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
151. DOWNTON, W. J. S. and TREGUNNA, E. B. (1968). Carbon dioxide compensation—its relation to photosynthetic carboxylation reactions, systematics of the Gramineae, and leaf anatomy. *Can. J. Bot.*, 46, 207-215.
152. DYCUS, A. M. and KNUDSON, L. (1957). The role of the velamen of the aerial roots of orchids. *Bot. Gaz.*, 119, 78-87.
153. EAGLES, C. F. and WAREING, P. F. (1963). Dormancy regulators in woody plants. Experimental induction of dormancy in *Betula pubescens*. *Nature, Lond.*, 199, 874-875.
154. EAMES, A. J. (1961). *Morphology of the Angiosperms*. McGraw-Hill, New York.
155. ECHLIN, P. (1968). Pollen. *Scient. Am.*, 218, 4, 81-90.
156. ECHLIN, P. and GODWIN, H. (1968a). The ultrastructure and ontogeny of pollen in *Helleborus foetidus* L. I. The development of the tapetum and Ubisch bodies. *J. Cell Sci.*, 3, 161-174.
157. ECHLIN, P. and GODWIN, H. (1968b). The ultrastructure and ontogeny of pollen in *Helleborus foetidus* L. II. Pollen grain development through the callose special wall stage. *J. Cell Sci.*, 3, 175-186.
158. ECHLIN, P. and GODWIN, H. (1969). The ultrastructure and ontogeny of pollen in *Helleborus foetidus* L. III. The formation of the pollen grain wall. *J. Cell Sci.*, 5, 459-477.
159. ECKARDT, T. (1941). Kritische Untersuchungen über das primäre Dickenwachstum bei Monokotylen, mit Ausblick auf dessen Verhältnis zur sekundären Verdickung. *Bot. Arch.*, 42, 289-334.
160. EDWARDS, M. M. (1968a). Dormancy in seeds of charlock. I. Developmental anatomy of the seed. *J. exp. Bot.*, 19, 575-582.
161. EDWARDS, M. M. (1968b). Dormancy in seeds of charlock. II. The influence of the seed coat. *J. exp. Bot.*, 19, 583-600.
162. EDWARDS, M. M. (1968c). Dormancy in seeds of charlock. III. Occurrence and mode of action of an inhibitor associated with dormancy. *J. exp. Bot.*, 19, 601-610.

163. ERICKSON, R. O. and MICHELINI, F. J. (1957). The plastochron index. *Am. J. Bot.*, 44, 297-305.
164. ESAU, K. (1946). Morphology of reproduction in guayule and certain other species of *Parthenium*. *Hilgardia*, 17, 61-120.
165. ESAU, K. (1954). Primary vascular differentiation in plants. *Biol. Rev.*, 29, 46-86.
166. ESAU, K. (1964). Structure and development of the bark in dicotyledons. In *The Formation of Wood in Forest Trees*, ZIMMERMANN, M. H., 37-50. Academic Press, New York.
167. ESAU, K. (1965a). *Plant Anatomy*. 2nd edition. Wiley, New York.
168. ESAU, K. (1965b). *Vascular Differentiation in Plants*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
169. ESAU, K. (1967). Minor veins in *Beta* leaves: structure related to function. *Proc. Am. phil. Soc.*, 111, 219-233.
170. ESAU, K. and CHEADLE, V. I. (1969). Secondary growth in *Bougainvillea*. *Ann. Bot., N.S.*, 33, 807-819.
171. EVANS, L. J., Editor (1969). *The Induction of Flowering. Some Case Histories*. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.
172. EVANS, P. S. (1965). Intercalary growth in the aerial shoot of *Eleocharis acuta* R. Br. Prodr. I. Structure of the growing zone. *Ann. Bot., N.S.*, 29, 205-217.
173. EVANS, P. S. (1969). Intercalary growth in the aerial shoot of *Eleocharis acuta* R. Br. II. Development of the main internode. *N.Z. J. Bot.*, 7, 36-42.
174. FAHN, A. and ZOHARY, M. (1955). On the pericarpal structure of the legumen, its evolution and relation to dehiscence. *Phytomorphology*, 5, 99-111.
175. FELDMAN, L. J. and CUTTER, E. G. (1970a). Regulation of leaf form in *Centaurea solstitialis* L. I. Leaf development on whole plants in sterile culture. *Bot. Gaz.*, 131, 31-39.
176. FELDMAN, L. J. and CUTTER, E. G. (1970b). Regulation of leaf form in *Centaurea solstitialis* L. II. The developmental potentialities of excised leaf primordia in sterile culture. *Bot. Gaz.*, 131, 39-49.
177. FISHER, J. B. (1970a). Development of the intercalary meristem of *Cyperus alternifolius*. *Am. J. Bot.*, 57, 691-703.
178. FISHER, J. B. (1970b). Control of the internodal intercalary meristem of *Cyperus alternifolius*. *Am. J. Bot.*, 57, 1017-1026.
179. FOARD, D. E., HABER, A. H. and FISHMAN, T. N. (1965). Initiation of lateral root primordia without completion of mitosis and without cytokinesis in uniseriate pericycle. *Am. J. Bot.*, 52, 580-590.
180. FORDE, B. J. (1966). Effect of various environments on the anatomy and growth of perennial ryegrass and cocksfoot. I. Leaf growth. *N.Z. J. Bot.*, 4, 455-468.
181. FORMAN, M. and JENSEN, W. A. (1965). Respiration and embryogenesis in cotton. *Pl. Physiol., Lancaster*, 40, 765-769.
182. FOSKET, D. E. and MIKSCHKE, J. P. (1966). A histochemical study of the seedling shoot apical meristem of *Pinus lambertiana*. *Am. J. Bot.*, 53, 694-702.
183. FOSSARD, R. A. DE (1969). Development and histochemistry of the endothecium in the anthers of *in vitro* grown *Chenopodium rubrum* L. *Bot. Gaz.*, 130, 10-22.

184. FOSTER, A. S. (1928). Salient features of the problem of bud-scale morphology. *Biol. Rev.*, 3, 123-164.
185. FOSTER, A. S. (1929). Investigations on the morphology and comparative history of development of foliar organs. I. The foliage leaves and cataphyllary structures in the horsechestnut (*Aesculus hippocastanum* L.). *Am. J. Bot.*, 16, 441-501.
186. FOSTER, A. S. (1935a). A histogenetic study of foliar determination in *Carya Buckleyi* var. *arkansana*. *Am. J. Bot.*, 22, 88-147.
187. FOSTER, A. S. (1935b). Comparative histogenesis of foliar transition forms in *Carya*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 19, 159-185.
188. FOSTER, A. S. (1936). Leaf differentiation in angiosperms. *Bot. Rev.*, 2, 349-372.
189. FOSTER, A. S. (1938). Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba*. *Bull. Torrey bot. Club*, 65, 531-556.
190. FOSTER, A. S. (1939). Problems of structure, growth and evolution in the shoot apex of seed plants. *Bot. Rev.*, 5, 454-470.
191. FOSTER, A. S. (1952). Foliar venation in angiosperms from an ontogenetic standpoint. *Am. J. Bot.*, 39, 752-766.
192. FOSTER, A. S. (1961). The phylogenetic significance of dichotomous venation in angiosperms. In *Recent Advances in Botany*, 971-975. Univ. Toronto Press.
193. FOSTER, A. S. (1966). Morphology of anastomoses in the dichotomous venation of *Circaea*. *Am. J. Bot.*, 53, 588-599.
194. FOSTER, A. S. and ARNOTT, H. J. (1960). Morphology and dichotomous vasculature of the leaf of *Kingdonia uniflora*. *Am. J. Bot.*, 47, 684-698.
195. DE LA FUENTE, R. K. and LEOPOLD, A. C. (1968). Senescence processes in leaf abscission. *Pl. Physiol., Lancaster*, 43, 1496-1502.
196. GALUN, E., JUNG, Y. and LANG, A. (1963). Morphogenesis of floral buds of cucumber cultured *in vitro*. *Dev. Biol.*, 6, 370-387.
197. GARNER, W. W. and ALLARD, H. A. (1923). Further studies in photoperiodism, the response of the plant to relative length of day and night. *J. agric. Res.*, 23, 871-920.
198. GARRISON, R. and WETMORE, R. H. (1961). Studies in shoot-tip abortion: *Syringa vulgaris*. *Am. J. Bot.*, 48, 789-795.
199. GAUDET, J. J. (1964). Morphology of *Marsilea vestita*. II. Morphology of the adult land and submerged leaves. *Am. J. Bot.*, 51, 591-597.
200. GAUDET, J. J. (1965a). The effect of various environmental factors on the leaf form of the aquatic fern *Marsilea vestita*. *Physiologia Pl.*, 18, 674-686.
201. GAUDET, J. J. (1965b). Morphology of *Marsilea vestita*. III. Morphogenesis of the leaves of etiolated plants. *Am. J. Bot.*, 52, 716-719.
202. GEIGER, D. R. and CATALDO, D. A. (1969). Leaf structure and translocation in sugar beet. *Pl. Physiol., Lancaster*, 44, 45-54.
- 202a. GIBBONS, G. S. B. and WILKINS, M. B. (1970). Growth inhibitor production by root caps in relation to geotropic responses. *Nature, Lond.*, 226, 558-559.
203. GIFFORD, E. M., Jr. (1954). The shoot apex in angiosperms. *Bot. Rev.*, 20, 477-529.
204. GIFFORD, E. M., Jr. (1964). Developmental studies of vegetative and floral meristems. *Brookhaven Symp. Biol.*, 16, 126-137.
205. GIFFORD, E. M., Jr. (1969). Initiation and early development of the

- inflorescence in pineapple (*Ananas comosus*, var. Smooth Cayenne treated with acetylene. *Am. J. Bot.*, 56, 892-897.
206. GIFFORD, E. M., Jr., KUPILA, S. and YAMAGUCHI, S. (1963). Experiments in the application of H^3 -thymidine and adenine-8- C^{14} to shoot tips. *Phytomorphology*, 13, 14-22.
 207. GIFFORD, E. M., Jr. and STEWART, K. D. (1965). Ultrastructure of vegetative and reproductive apices of *Chenopodium album*. *Science, N.Y.*, 149, 75-77.
 208. GIFFORD, E. M., Jr. and STEWART, K. D. (1967). Ultrastructure of the shoot apex of *Chenopodium album* and certain other seed plants. *J. Cell Biol.*, 33, 131-142.
 209. GIFFORD, E. M., Jr. and TEPPER, H. B. (1961). Ontogeny of the inflorescence in *Chenopodium album*. *Am. J. Bot.*, 48, 657-667.
 210. GIFFORD, E. M., Jr. and TEPPER, H. B. (1962a). Histochemical and autoradiographic studies of floral induction in *Chenopodium album*. *Am. J. Bot.*, 49, 706-714.
 211. GIFFORD, E. M., Jr. and TEPPER, H. B. (1962b). Ontogenetic and histochemical changes in the vegetative shoot tip of *Chenopodium album*. *Am. J. Bot.*, 49, 902-911.
 212. GIROLAMI, G. (1953). Relation between phyllotaxis and primary vascular organization in *Linum*. *Am. J. Bot.*, 40, 618-625.
 213. GLATER, R. A. B., SALBERG, R. A. and SCOTT, F. M. (1962). A developmental study of the leaves of *Nicotiana glutinosa* as related to their smog sensitivity. *Am. J. Bot.*, 49, 954-970.
 214. GODWIN, H. (1968). The origin of the exine. *New Phytol.*, 67, 667-676.
 215. GOEBEL, K. (1880). Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. *Bot. Ztg*, 38, 753-760, 769-778, 785-795, 801-815, 817-826, 833-845.
 216. GOEBEL, K. (1884). Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenk's *Handbuch der Botanik*, 3, 99-432.
 217. GOODWIN, R. H. and AVERS, C. J. (1956). Studies on roots. III. An analysis of root growth in *Phleum pratense* using photomicrographic records. *Am. J. Bot.*, 43, 479-487.
 218. GRÉGOIRE, V. (1938). La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. I. Le carpelle. *Cellule*, 17, 287-452.
 219. GREYSON, R. I. and TEPPER, S. S. (1966). An analysis of stamen filament growth of *Nigella hispanica*. *Am. J. Bot.*, 53, 485-490.
 220. GREYSON, R. I. and TEPPER, S. S. (1967). Emasculation effects on the stamen filament of *Nigella hispanica* and their partial reversal by gibberellic acid. *Am. J. Bot.*, 54, 971-976.
 221. GRIFFITHS, H. J. and AUDUS, L. J. (1964). Organelle distribution in the statocyte cells of the root-tip of *Vicia faba* in relation to geotropic stimulation. *New Phytol.*, 63, 319-333.
 222. GUHA, S. and MAHESHWARI, S. C. (1964). *In vitro* production of embryos from anthers of *Datura*. *Nature, Lond.*, 204, 497.
 223. GUHA, S. and MAHESHWARI, S. C. (1966). Cell division and differentiation of embryos in the pollen grains of *Datura in vitro*. *Nature, Lond.*, 212, 97-98.
 224. GÜNCKEL, J. E. and WETMORE, R. H. (1946). Studies of development in long shoots and short shoots of *Ginkgo biloba* L. I. The origin and pattern of development of the cortex, pith and procambium. *Am. J. Bot.*, 33, 285-295.

225. GUNNING, B. E. S., PATE, J. S. and BRIARTY, L. G. (1968). Specialized 'transfer cells' in minor veins of leaves and their possible significance in phloem translocation. *J. Cell Biol.*, **37**, C7-C12.
- 225a. GUNNING, B. E. S., PATE, J. S. and GREEN, L. W. (1971). Transfer cells in the vascular system of stems: taxonomy, association with nodes, and structure. *Protoplasma*, **71**, in press.
226. GUSTAFSON, F. G. (1961). Development of fruits. *Handb. PflPhysiol.*, **14**, 951-958.
227. GUTTENBERG, H. VON (1947). Studien über die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Dikotyledonen. *Planta*, **35**, 360-396.
228. GUTTENBERG, H. VON (1960). *Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
229. GUTTENBERG, H. VON (1964). Die Entwicklung der Wurzel. *Phytomorphology*, **14**, 265-287.
230. HADER, A. H. (1962). Nonessentiality of concurrent cell divisions for degree of polarization of leaf growth. I. Studies with radiation-induced mitotic inhibition. *Am. J. Bot.*, **49**, 583-589.
231. HABERLANDT, G. (1914). *Physiological Plant Anatomy*. Macmillan, London.
232. HACCUS, B. (1965a). Weitere Untersuchungen über Somatogenese aus den Suspensorenzellen von *Eranthis hiemalis*-Embryonen. *Planta*, **64**, 219-224.
233. HACCUS, B. (1965b). Haben 'Gewebekultur-Embryonen' einen Suspensor? *Ber. dt. bot. Ges.*, **78**, 11-21.
234. HACKETT, W. P. and SACHS, R. M. (1968). Experimental separation of inflorescence development from initiation in *Bougainvillea*. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, **92**, 615-621.
235. HAIGH, W. G. and GUARD, A. T. (1963). Distribution of mitoses in root tip of *Zea mays*. *Bot. Gaz.*, **124**, 421-423.
236. HALPERIN, W. (1966). Alternative morphogenetic events in cell suspensions. *Am. J. Bot.*, **53**, 443-453.
237. HALPERIN, W. and JENSEN, W. A. (1967). Ultrastructural changes during growth and embryogenesis in carrot cell cultures. *J. Ultrastruct. Res.*, **18**, 428-443.
238. HANDA, T. (1936). Abnormal vascular bundle in the stem of *Campsis grandiflora* K. Schum. *Jap. J. Bot.*, **8**, 47-58.
239. HANNAM, R. V. (1968). Leaf growth and development in the young tobacco plant. *Aust. J. biol. Sci.*, **21**, 855-870.
240. HANSTEIN, J. (1868). Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. *Festschr. Niederrhein. Gesell. Natur- und Heilkunde*. 1868: 109-134.
241. HARA, N. (1957). On the types of the marginal growth in dicotyledonous foliage leaves. *Bot. Mag., Tokyo*, **70**, 108-114.
242. HARRIS, W. M. and SPURR, A. R. (1969). Chromoplasts of tomato fruits. I. Ultrastructure of low-pigment and high-beta mutants. Carotene analyses. *Am. J. Bot.*, **56**, 369-379.
243. HATCH, M. D. and SLACK, C. R. (1966). Photosynthesis by sugar-cane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. *Biochem. J.*, **101**, 103-111.
244. HAYWARD, H. E. (1938). *The Structure of Economic Plants*. Macmillan, New York.

245. HEIMSCH, C. (1951). Development of vascular tissues in barley roots. *Am. J. Bot.*, 38, 523-537.
246. HERTEL, R., DE LA FUENTE, R. K., and LEOPOLD, A. C. (1969). Geotropism and the lateral transport of auxin in the corn mutant amy1omaize. *Planta*, 88, 204-214.
247. HESLOP-HARRISON, J. (1959). Growth substances and flower morphogenesis. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, 56, 269-281.
248. HESLOP-HARRISON, J. (1963). Ultrastructural aspects of differentiation in sporogenous tissue. *Symp. Soc. exp. Biol.*, 17, 315-340.
249. HESLOP-HARRISON, J. (1964). Sex expression in flowering plants. *Brookhaven Symp. Biol.*, 16, 109-125.
250. HESLOP-HARRISON, J. (1968a). Tapetal origin of pollen-coat substances in *Lilium*. *New Phytol.*, 67, 779-786.
251. HESLOP-HARRISON, J. (1968b). Pollen wall development. *Science, N.Y.*, 161, 230-237.
252. HESLOP-HARRISON, J. (1968c). Synchronous pollen mitosis and the formation of the generative cell in massulate orchids. *J. Cell Sci.*, 3, 457-466.
253. HESLOP-HARRISON, J. and DICKINSON, H. G. (1969). Time relationships of sporopollenin synthesis associated with tapetum and microspores in *Lilium*. *Planta*, 84, 199-214.
254. HESLOP-HARRISON, J. and HESLOP-HARRISON, Y. (1969). *Cannabis sativa* L. In *The Induction of Flowering*, EVANS, L. T., 205-226. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.
255. HESLOP-HARRISON, J. and MACKENZIE, A. (1967). Autoradiography of soluble (2-¹⁴C) thymidine derivatives during meiosis and microsporogenesis in *Lilium* anthers. *J. Cell Sci.*, 2, 387-400.
256. HEYWOOD, V. H. (1968). Scanning electron microscopy and microcharacters in the fruits of the Umbelliferae-Caucalideae. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, 179, 287-289.
257. HILLMAN, W. S. (1962). *The Physiology of Flowering*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
258. HITCH, P. A. and SHARMAN, B. C. (1968). Initiation of procambial strands in leaf primordia of *Dactylis glomerata* L. as an example of a temperate herbage grass. *Ann. Bot., N.S.*, 32, 153-164.
259. HODGE, A. J., MCLEAN, J. D. and MERCER, F. V. (1955). Ultrastructure of the lamellae and grana in the chloroplasts of *Zea mays* L. *J. biophys. biochem. Cytol.*, 1, 605-614.
260. HOEFERT, L. L. (1969). Ultrastructure of *Beta* pollen. I. Cytoplasmic constituents. *Am. J. Bot.*, 56, 363-368.
261. HOUGHTALING, H. B. (1935). A developmental analysis of size and shape in tomato fruits. *Bull. Torrey bot. Club*, 62, 243-251.
262. HUGHES, A. P. (1959). Effects of the environment on leaf development in *Impatiens parviflora* DC. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, 56, 161-165.
263. HUSSEY, G. (1963). Growth and development in the young tomato. I. The effect of temperature and light intensity on growth of the shoot apex and leaf primordia. *J. exp. Bot.*, 14, 316-325.
- 263a. HYDE, E. O. C. (1954). The function of the hilum in some Papilionaceae in relation to the ripening of the seed and the permeability of the testa. *Ann. Bot., N.S.*, 18, 241-256.
264. INAMDAR, J. A. (1968a). Epidermal structure and ontogeny of stomata in some Verbenaceae. *Ann. Bot., N.S.*, 33, 55-66.

265. INAMIDAR, J. A. (1968b). Ontogeny of stomata in some Oleaceae. *Proc. Indian Acad. Sci.*, 67, 157-164.
266. INAMIDAR, J. A. (1968c). Development of stomata in vegetative and floral organs in some Caryophyllaceae. *Aust. J. Bot.*, 16, 445-449.
267. INAMIDAR, J. A., GOPAL, B. V. and CHOHAM, A. J. (1968). Development of normal and abnormal stomata in some Araliaceae. *Ann. Bot., N.S.*, 33, 67-73.
268. IWAHORI, S. and LYONS, J. M. (1969). Accelerating tomato fruit maturity with ethrel. *Calif. Agric.*, 23, 6, 17-18.
269. JACOBS, W. P. (1947). The development of the gynophore of the peanut plant, *Arachis hypogaea* L. I. The distribution of mitoses, the region of greatest elongation, and the maintenance of vascular continuity in the intercalary meristem. *Am. J. Bot.*, 34, 361-370.
270. JACOBS, W. P. (1968). Hormonal regulation of leaf abscission. *Pl. Physiol., Lancaster*, 43, 1480-1495.
271. JACOBS, W. P. and MORROW, I. B. (1957). A quantitative study of xylem development in the vegetative shoot apex of *Coleus*. *Am. J. Bot.*, 44, 823-842.
272. JACOBS, W. P. and MORROW, I. B. (1961). A quantitative study of mitotic figures in relation to development in the apical meristem of vegetative shoots of *Coleus*. *Devl Biol.*, 3, 569-587.
273. JANCZEWSKI, E. DE (1874). Recherches sur l'accroissement terminal des racines dans les phanérogames. *Annls Sci. nat. (Bot.)*, Sér. 5, 20, 162-201.
274. JANE, F. W. (1962). *The Structure of Wood*. A. and C. Black, London.
275. JENSEN, G. E. and VALDOVINOS, J. G. (1967). Fine structure of abscission zones. I. Abscission zones of the pedicels of tobacco and tomato flowers at anthesis. *Planta*, 77, 298-318.
276. JENSEN, W. A. (1955). The histochemical localization of peroxidase in roots and its induction by indoleacetic acid. *Pl. Physiol., Lancaster*, 30, 426-432.
277. JENSEN, W. A. (1958). The nucleic acid and protein content of root tip cells of *Vicia faba* and *Allium cepa*. *Expl Cell Res.*, 14, 575-583.
278. JENSEN, W. A. (1964). Cell development during plant embryogenesis. *Brookhaven Symp. Biol.*, 16, 179-202.
279. JENSEN, W. A. (1968). Cotton embryogenesis: the tube-containing endoplasmic reticulum. *J. Ultrastruct. Res.*, 22, 296-302.
280. JENSEN, W. A. (1969). Cotton embryogenesis: pollen tube development in the nucellus. *Can. J. Bot.*, 47, 383-385.
281. JENSEN, W. A. and FISHER, D. B. (1967). Cotton embryogenesis: double fertilization. *Phytomorphology*, 17, 261-269.
282. JENSEN, W. A. and FISHER, D. B. (1968). Cotton embryogenesis: the sperm. *Protoplasma*, 65, 277-286.
283. JENSEN, W. A. and FISHER, D. B. (1969). Cotton embryogenesis: the tissues of the stigma and style and their relationship to the pollen tube. *Planta*, 84, 97-121.
284. JENSEN, W. A. and KAVALJIAN, L. G. (1958). An analysis of cell morphology and the periodicity of division in the root tip of *Allium cepa*. *Am. J. Bot.*, 45, 365-372.
285. JOHANSEN, D. A. (1950). *Plant Embryology*. Chronica Botanica Co., Waltham, Mass.

286. JOHNSON, M. A. and TRUSCOTT, F. H. (1956). On the anatomy of *Serjania*. I. Path of the bundles. *Am. J. Bot.*, **43**, 509-518.
287. JONES, H. (1955a). Heterophylly in some species of *Callitriche* with especial reference to *Callitriche intermedia*. *Ann. Bot., N.S.*, **19**, 225-245.
288. JONES, H. (1955b). Further studies on heterophylly in *Callitriche intermedia*: leaf development and experimental induction of ovate leaves. *Ann. Bot., N.S.*, **19**, 369-388.
289. JONES, H. (1956). Morphological aspects of leaf expansion, especially in relation to changes in leaf form. In *The Growth of Leaves*, MILTHORPE, F. L., 93-105. Butterworths Scientific Publications, London.
290. JONES, R. L. (1969a). The fine structure of barley aleurone cells. *Planta*, **85**, 359-375.
291. JONES, R. L. (1969b). Gibberellic acid and the fine structure of barley aleurone cells. I. Changes during the lag-phase of α -amylase synthesis. *Planta*, **87**, 119-133.
292. JONES, R. L. (1969c). Gibberellic acid and the fine structure of barley aleurone cells. II. Changes during the synthesis and secretion of α -amylase. *Planta*, **88**, 73-86.
293. JONES, R. L. and PHILLIPS, I. D. J. (1966). Organs of gibberellin synthesis in light-grown sunflower plants. *Pl. Physiol., Lancaster*, **41**, 1381-1386.
294. JOSHI, P. C. and BALL, E. (1968a). Growth of isolated palisade cells of *Arachis hypogaea* in vitro. *Dev. Biol.*, **17**, 308-325.
295. JOSHI, P. C. and BALL, E. (1968b). Growth values and regenerative potentiality in mesophyll cultures of *Arachis hypogaea*. *Z. PflPhysiol.*, **59**, 109-123.
296. JOST, L. (1893). Über Beziehungen zwischen der Blattentwicklung und der Gefässbildung in den Pflanze. *Bot. Ztg*, **51**, 89-138.
297. JUNIPER, B. E. and CLOWES, F. A. L. (1965). Cytoplasmic organelles and cell growth in root caps. *Nature, Lond.*, **208**, 864-865.
298. JUNIPER, B. E., GROVES, S., LANDAU-SCHACHAR, B. and AUDUS, L. J. (1966). Root cap and the perception of gravity. *Nature, Lond.*, **209**, 93-94.
299. KANTA, K., RANGASWAMY, N. S. and MAHESHWARI, P. (1962). Test-tube fertilization in a flowering plant. *Nature, Lond.*, **194**, 1214-1217.
300. KAPLAN, D. R. (1967). Floral morphology, organogenesis and interpretation of the inferior ovary in *Downingia bacigalupii*. *Am. J. Bot.*, **54**, 1274-1290.
301. KAPLAN, D. R. (1968a). Structure and development of the perianth in *Downingia bacigalupii*. *Am. J. Bot.*, **55**, 406-420.
302. KAPLAN, D. R. (1968b). Histogenesis of the androecium and gynoecium in *Downingia bacigalupii*. *Am. J. Bot.*, **55**, 933-950.
303. KAPLAN, D. R. (1969). Sporogenesis and gametogenesis in *Downingia* (Campanulaceae; Iobelioideae). *Bull. Torrey bot. Club*, **96**, 418-434.
304. KAPLAN, D. R. (1970). Comparative foliar histogenesis in *Acorus calamus* and its bearing on the phyllode theory of monocotyledonous leaves. *Am. J. Bot.*, **57**, 331-361.
305. KAUFMAN, P. B. (1959). Development of the shoot of *Oryza sativa* L. II. Leaf histogenesis. *Phytomorphology*, **9**, 277-311.
306. KAUFMAN, P. B., CASSELL, S. J. and ADAMS, P. A. (1965). On nature of intercalary growth and cellular differentiation in internodes of *Avena sativa*. *Bot. Gaz.*, **126**, 1-13.

307. KAUFMAN, P. B., PETERING, L. B., YOCUM, C. S. and BAIC, D. (1970). Ultrastructural studies on stomata development in internodes of *Avena sativa*. *Am. J. Bot.*, **57**, 33-49.
308. KENDE, H. (1965). Kinetinlike factors in the root exudate of sunflowers. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **53**, 1302-1307.
309. KENNEDY, R. W. and FARRAR, J. L. (1965a). Tracheid development in tilted seedlings. In *Cellular Ultrastructure of Woody Plants*, cÔTÉ, W. A., Jr., 419-453. Syracuse University Press.
310. KENNEDY, R. W. and FARRAR, J. L. (1965b). Induction of tension wood with the anti-auxin 2,3,5-tri-iodobenzoic acid. *Nature, Lond.*, **208**, 406-407.
311. KINET, J.-M. (1966). Action du 2-thiouracile sur l'évolution du méristème caulinaire de *Sinapis alba* L. au cour du passage de l'état végétatif à l'état floral. *Les Congrès et Colloques de l'Université de Liège*, **38**, Les Phytohormones et l'Organogenèse, 243-263.
312. KING, E. E. and LANE, H. C. (1969). Abscission of cotton flower buds and petioles caused by protein from boll weevil larvae. *Pl. Physiol., Lancaster*, **44**, 903-906.
313. KNOX, R. B. and EVANS, L. T. (1966). Inflorescence initiation in *Lolium temulentum* L. VIII. Histochemical changes at the shoot apex during induction. *Aust. J. biol. Sci.*, **19**, 233-245.
314. KNOX, R. B. and EVANS, L. T. (1968). Inflorescence initiation in *Lolium temulentum* L. XII. An autoradiographic study of evocation in the shoot apex. *Aust. J. biol. Sci.*, **21**, 1083-1094.
315. KNOX, R. B. and HESLOP-HARRISON, J. (1969). Cytochemical localization of enzymes in the wall of the pollen grain. *Nature, Lond.*, **223**, 92-94.
316. KONAR, R. N. and NATARAJA, K. (1965). Experimental studies in *Ranunculus sceleratus* L. Development of embryos from the stem epidermis. *Phytomorphology*, **15**, 132-137.
317. KONINGS, H. (1967). On the mechanism of the transverse distribution of auxin in geotropically exposed pea roots. *Acta bot. neerl.*, **16**, 161-176.
318. KONINGS, H. (1968). The significance of the root cap for geotropism. *Acta bot. neerl.*, **17**, 203-211.
319. LAETSCH, W. M. (1968). Chloroplast specialization in dicotyledons possessing the C_4 -dicarboxylic acid pathway of photosynthetic CO_2 fixation. *Am. J. Bot.*, **55**, 875-883.
- 319a. LAETSCH, W. M. (1969). Relationship between chloroplast structure and photosynthetic carbon-fixation pathways. *Sci. Prog., Oxf.*, **57**, 323-351.
320. LAETSCH, W. M. and PRICE, I. (1969). Development of the dimorphic chloroplasts of sugar cane. *Am. J. Bot.*, **56**, 77-87.
321. LAETSCH, W. M., STETLER, D. A. and VLIOS, A. J. (1966). The ultrastructure of sugar cane chloroplasts. *Z. PflPhysiol.*, **54**, 472-474.
322. LANCE, A. (1957a). Recherches cytologiques sur l'évolution de quelques méristèmes apicaux et sur ses variations provoquées par des traitements photopériodiques. *Annls Sci. nat. (Bot.)*, Sér. **11**, **18**, 91-122.
323. LANCE, A. (1957b). Sur l'infrastructure des cellules apicales de '*Chrysanthemum segetum*' L. (Composées). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **245**, 352-355.

324. LANCE-NOUGARÈDE, A. (1961). Sur l'incorporation de l'adénine marquée au tritium (^3H) dans les noyaux et le cytoplasme des cellules de deux méristèmes caulinaires: *Lupinus albus* (Papilionacées) et *Teucrium scorodonia* (Labiées). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **252**, 1504-1506.
325. LARSON, P. R. (1962). The indirect effect of photoperiod on tracheid diameter in *Pinus resinosa*. *Am. J. Bot.*, **49**, 132-137.
326. LARSON, P. R. (1964). Some indirect effects of environment on wood formation. In *The Formation of Wood in Forest Trees*, ZIMMERMANN, M. H., 345-365. Academic Press, New York.
327. LAWTON, J. R. S. and LAWTON, J. R. (1967). The morphology of the dormant embryo and young seedling of five species of *Dioscorea* from Nigeria. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, **178**, 153-159.
328. LEACH, R. W. A. and WAREING, P. F. (1967). Distribution of auxin in horizontal woody stems in relation to gravimorphism. *Nature, Lond.*, **214**, 1025-1027.
329. LEECH, J. H., MOLLENHAUER, H. H. and WHALEY, W. G. (1963). Ultra-structural changes in the root apex. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **17**, 74-84.
330. LEOPOLD, A. C. (1964). *Plant Growth and Development*. McGraw-Hill, New York.
331. LLOYD, D. G. (1968). Pollen tube growth and seed set in self-incompatible and self-compatible *Leavenworthia* (Cruciferae) populations. *New Phytol.*, **67**, 179-195.
332. LOISEAU, J.-E. (1959). Observations et expérimentation sur la phyllo-taxie, et le fonctionnement du sommet végétatif chez quelques Balsaminacées. *Annls Sci. nat. (Bot.)*, Sér. **II**, **20**, 1-214.
333. LOISEAU, J.-E. (1962). Activité mitotique des cellules superficielles du sommet végétatif caulinaire. *Mem. Soc. bot. Fr.* (1962), 14-23.
334. LONGMAN, K. A. (1961). Factors affecting flower initiation in certain conifers. *Proc. Linn. Soc., Lond.*, **172**, 124-127.
335. LOOMIS, R. S. and TORREY, J. G. (1964). Chemical control of vascular cambium initiation in isolated radish roots. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **52**, 3-11.
336. LUCKWILL, L. C. (1959). Fruit growth in relation to internal and external chemical stimuli. In *Cell, Organism and Milieu*, RUDNICK, D., 223-251. *17th Symp. Dev. Growth*. Ronald Press, New York.
337. LYNDON, R. F. (1968). Changes in volume and cell number in the different regions of the shoot apex of *Pisum* during a single plastochron. *Ann. Bot., N.S.*, **32**, 371-390.
338. LYNDON, R. F. (1970a). Rates of cell division in the shoot apical meristem of *Pisum*. *Ann. Bot., N.S.*, **34**, 1-17.
339. LYNDON, R. F. (1970b). Planes of cell division and growth in the shoot apex of *Pisum*. *Ann. Bot., N.S.*, **34**, 19-28.
340. LYNDON, R. F. (1970c). DNA, RNA and protein in the pea shoot apex in relation to leaf initiation. *J. exp. Bot.*, **21**, 286-291.
341. MACARTHUR, M. and WETMORE, R. H. (1939). Developmental studies in the apple fruit in the varieties McIntosh Red and Wagener. I. Vascular anatomy. *J. Pomol.*, **17**, 218-232.
342. MACARTHUR, M. and WETMORE, R. H. (1941). Developmental studies of the apple fruit in the varieties McIntosh Red and Wagener. II. An analysis of development. *Can. J. Res., C*, **19**, 371-382.

343. MACLEOD, A. M. (1969). The utilization of cereal seed reserves. *Sci. Prog., Oxf.*, **57**, 99-112.
344. MAHESHWARI, P. (1950). *An Introduction to the Embryology of Angiosperms*. McGraw-Hill, New York.
345. MAKSYMOWYCH, R. (1959). Quantitative analysis of leaf development in *Xanthium pensylvanicum*. *Am. J. Bot.*, **46**, 635-644.
346. MAKSYMOWYCH, R. (1963). Cell division and cell elongation in leaf development of *Xanthium pensylvanicum*. *Am. J. Bot.*, **50**, 891-901.
347. MAKSYMOWYCH, R., BLUM, M. K. and DEVLIN, R. G. (1966). Autoradiographic studies of the synthesis of nuclear DNA in various tissues during leaf development of *Xanthium pensylvanicum*. *Devl Biol.*, **13**, 250-265.
348. MAKSYMOWYCH, R. and ERICKSON, R. O. (1960). Development of the lamina in *Xanthium italicum* represented by the plastochron index. *Am. J. Bot.*, **47**, 451-459.
349. MAKSYMOWYCH, R. and WOCHOK, Z. S. (1969). Activity of marginal and plate meristems during leaf development of *Xanthium pensylvanicum*. *Am. J. Bot.*, **56**, 26-30.
350. MALLORY, T. E., CHIANG, S., CUTTER, E. G. and GIFFORD, E. M., Jr. (1970). Sequence and pattern of lateral root formation in five selected species. *Am. J. Bot.*, **57**, 800-809.
351. MARTIN, F. S. (1969). Pollen analysis and the scanning microscope. In *Scanning Electron Microscopy, 1969. Proc. 2nd annual Scanning Electron Microscope Symp.*, 89-103. Chicago, Illinois.
352. MARTIN, F. W. (1969). Compounds from the stigmas of ten species. *Am. J. Bot.*, **56**, 1023-1027.
353. MARTIN, F. W. and ORTIZ, S. (1967). Anatomy of the stigma and style of sweet potato. *New Phytol.*, **66**, 109-113.
354. MCCALLUM, W. B. (1902). On the nature of the stimulus causing the change of form and structure in *Proserpinaca palustris*. *Bot. Gaz.*, **34**, 93-108.
355. MCCOMB, A. J. (1965). The control of elongation in *Callitriche* shoots by environment and gibberellic acid. *Ann. Bot.*, N.S., **29**, 445-458.
356. MCCULLY, M. E. and DALE, H. M. (1961). Heterophylly in *Hippuris*, a problem in identification. *Can. J. Bot.*, **39**, 1099-1116.
357. MELVILLE, R. and WRIGLEY, F. A. (1969). Fenestration in the leaves of *Monstera* and its bearing on the morphogenesis and colour patterns of leaves. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, **62**, 1-16.
358. METCALFE, C. R. (1960). *Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae*. Clarendon Press, Oxford.
359. METCALFE, C. R. (1963). Comparative anatomy as a modern botanical discipline. *Adv. bot. Res.*, **1**, 101-147.
360. METCALFE, C. R. and CHALK, L. (1950). *Anatomy of the Dicotyledons. Vols. I and II*. Clarendon Press, Oxford.
361. MIKSCH, J. P. and GREENWOOD, M. (1966). Quiescent centre of the primary root of *Glycine max*. *New Phytol.*, **65**, 1-4.
362. MILLINGTON, W. F. (1963). Shoot tip abortion in *Ulmus americana*. *Am. J. Bot.*, **50**, 371-378.
363. MILTHORPE, F. L. and NEWTON, P. (1963). Studies on the expansion of the leaf surface. III. The influence of radiation on cell division and leaf expansion. *J. exp. Bot.*, **14**, 483-495.

364. MOHAN RAM, H. Y., RAM, M. and STEWARD, F. C. (1962). Growth and development of the banana plant. 3. A. The origin of the inflorescence and the development of the flowers. B. The structure and development of the fruit. *Ann. Bot., N.S.*, 26, 657-673.
365. MOREY, P. R. and CRONSHAW, J. (1966). Induced structural changes in cambial derivatives of *Ulmus americana*. *Protoplasma*, 62, 76-85.
366. MOREY, P. R. and CRONSHAW, J. (1968a). Developmental changes in the secondary xylem of *Acer rubrum* induced by various auxins and 2,3,5-tri-iodobenzoic acid. *Protoplasma*, 65, 287-313.
367. MOREY, P. R. and CRONSHAW, J. (1968b). Induction of tension wood by 2,4-dinitrophenol and auxins. *Protoplasma*, 65, 393-405.
- 367a. MOREY, P. R. and CRONSHAW, J. (1968c). Developmental changes in the secondary xylem of *Acer rubrum* induced by gibberellic acid, various auxins and 2,3,5-tri-iodobenzoic acid. *Protoplasma*, 65, 315-326.
368. MORLAND, N. (1960). *Science in Crime Detection*. Emerson Books, Inc., New York.
369. MORRE, D. J. (1968). Cell wall dissolution and enzyme secretion during leaf abscission. *Pl. Physiol., Lancaster*, 43, 1545-1559.
370. MOSELEY, M. F. (1961). Morphological studies of the Nymphaeaceae. II. The flower of *Nymphaea*. *Bot. Gaz.*, 122, 233-259.
371. MOSS, G. I. and HESLOP-HARRISON, J. (1967). A cytochemical study of DNA, RNA and protein in the developing maize anther. II. Observations. *Ann. Bot., N.S.*, 31, 555-572.
372. MURASHIGE, T. (1966). The deciduous behavior of a tropical plant, *Plumeria acuminata*. *Physiologia Pl.*, 19, 348-355.
373. MURASHIGE, T., NAKANO, R. and TUCKER, D. P. H. (1967). Histogenesis and rate of nuclear change in *Citrus limon* tissue *in vitro*. *Phytomorphology*, 17, 469-476.
374. NEČESÁŇ, V. (1958). Effect of 2-indoleacetic acid on the formation of reaction wood. *Phyton, B. Aires*, 11, 117-127.
375. NEGBI, M. and LANG, A. (1961). Studies on orientation of cell division in *Hyoscyamus niger*. *Am. J. Bot.*, 48, 529-530.
376. NELMES, B. J. and PRESTON, R. D. (1968). Wall development in apple fruits: a study of the life history of a parenchyma cell. *J. exp. Bot.*, 19, 496-518.
377. NEWMAN, I. V. (1956). Pattern in meristems of vascular plants. I. Cell partition in living apices and in the cambial zone in relation to the concepts of initial cells and apical cells. *Phytomorphology*, 6, 1-19.
378. NEWMAN, I. V. (1965). Pattern in the meristems of vascular plants. III. Pursuing the patterns in the apical meristem where no cell is a permanent cell. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, 59, 185-214.
379. NITSCH, C. (1968a). Induction *in vitro* de la floraison chez une plante de jours courts: *Plumbago indica* L. *Annls Sci. nat. (Bot.)*, Sér. 12, 9, 1-92.
380. NITSCH, C. (1968b). Effects of growth substances on the induction of flowering of a short-day plant *in vitro*. In *Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances*, WIGHTMAN, F. and SETTERFIELD, G., 1385-1398. Runge Press Ltd., Ottawa.
381. NITSCH, J. P. (1950). Growth and morphogenesis of the strawberry as related to auxin. *Am. J. Bot.*, 37, 211-215.
382. NITSCH, J. P. (1951). Growth and development *in vitro* of excised ovaries. *Am. J. Bot.*, 38, 566-577.

- 382a. NITSCH, J. P. (1969). Experimental androgenesis in *Nicotiana*. *Phytomorphology*, **19**, 389-404.
383. NITSCH, J. P. and NITSCH, C. (1969). Haploid plants from pollen grains. *Science*, N. Y., **163**, 85-87.
384. NOUGARÈDE, A. (1965). Organisation et fonctionnement du méristème apical des végétaux vasculaires. In *Travaux Dédiés à Lucien Plantefol*, 171-340. Masson et Cie., Paris.
385. NOUGARÈDE, A. (1967). Experimental cytology of the shoot apical cells during vegetative growth and flowering. *Internat. Rev. Cytol.*, **21**, 203-351.
386. NOUGARÈDE, A. and BERNIER, G. (1964). The intermediate phase in photoperiodic and cold-requiring plants; its signification. In *Differentiation of Apical Meristems and Some Problems of Plants*, 25-28. Academia, Praha.
387. NOUGARÈDE, A., BRONCHART, R., BERNIER, G. and RONDET, P. (1964). Comportement du méristème apical du *Perilla nankinensis* (Lour.) Decne. en relation avec les conditions photopériodiques. *Revue gén. Bot.*, **61**, 205-238.
388. NOUGARÈDE, A., GIFFORD, E. M., Jr. and RONDET, P. (1965). Cytological studies of the apical meristem of *Amaranthus retroflexus* under various photoperiodic regimes. *Bot. Gaz.*, **126**, 281-298.
389. OBATON, M. (1960). Les lianes ligneuses à structure anormale des forêts denses d'Afrique occidentale. *Annls Sci. nat. (Bot.)*, Sér. **12**, **1**, 1-220.
390. O'BRIEN, T. P., FEDER, N. and MCCULLY, M. E. (1965). Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue O. *Protoplasma*, **59**, 367-373.
391. OHKUMA, K., LYON, J. L., ADDICOTT, F. T. and SMITH, O. E. (1963). Abscisin II, an abscission-accelerating substance from young cotton fruit. *Science*, N. Y., **142**, 1592-1593.
392. O'NEILL, T. B. (1961). Primary vascular organization of *Lupinus* shoot. *Bot. Gaz.*, **123**, 1-9.
393. PANT, D. D. and KIDWAI, P. F. (1968). Structure and ontogeny of stomata in some Caryophyllaceae. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, **60**, 309-314.
394. PATE, J. S. and GUNNING, B. E. S. (1969). Vascular transfer cells in angiosperm leaves. A taxonomic and morphological survey. *Protoplasma*, **68**, 135-156.
395. PAULET, P. (1965). Étude de la néoformation *in vitro* de bourgeons végétatifs et floraux. *Revue gén. Bot.*, **72**, 697-792.
396. PECKET, R. C. (1957a). The initiation and development of lateral meristems in the pea root. I. The effect of young and of mature tissue. *J. exp. Bot.*, **8**, 172-180.
397. PECKET, R. C. (1957b). The initiation and development of lateral meristems in the pea root. II. The effect of indole-3-acetic acid. *J. exp. Bot.*, **8**, 181-194.
398. PELLEGRINI, O. (1957). Esperimenti chirurgici sul comportamento del meristema radicale di *Phaseolus vulgaris* L. *Delpinoa*, **10**, 187-199.
399. PETERSON, R. L. (1967). Differentiation and maturation of primary tissues in white mustard root tips. *Can. J. Bot.*, **45**, 319-331.
400. PHILIPSON, W. R. (1946). Studies in the development of the inflorescence. I. The capitulum of *Bellis perennis* L. *Ann. Bot.*, N.S., **10**, 257-270.

401. PHILIPSON, W. R. (1947a). Studies in the development of the inflorescence. II. The capitulum of *Succisa pratensis* Moench and *Dipsacus fullonum* L. *Ann. Bot., N.S.*, **11**, 285-297.
402. PHILIPSON, W. R. (1947b). Studies in the development of the inflorescence. III. The thyrses of *Valeriana officinalis* L. *Ann. Bot., N.S.*, **11**, 409-416.
403. PHILIPSON, W. R. (1948). Studies in the development of the inflorescence. IV. The capitula of *Hieracium boreale* Fries and *Dahlia gracilis* Ortg. *Ann. Bot., N.S.*, **12**, 65-75.
404. PHILIPSON, W. R. (1949). The ontogeny of the shoot apex in dicotyledons. *Biol. Rev.*, **24**, 21-50.
405. PHILIPSON, W. R. and BALFOUR, E. E. (1963). Vascular patterns in dicotyledons. *Bot. Rev.*, **29**, 382-404.
406. PICKETT-HEAPS, J. D. and NORTHCOPE, D. H. (1966). Cell division in the formation of the stomatal complex of the young leaves of wheat. *J. Cell Sci.*, **1**, 121-128.
407. POLLOCK, E. G. and JENSEN, W. A. (1967). Ontogeny and cytochemistry of the chalazal proliferating cells of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic. *New Phytol.*, **66**, 413-417.
408. POPHAM, R. A. (1951). Principal types of vegetative shoot apex organization in vascular plants. *Ohio J. Sci.*, **51**, 249-270.
409. POPHAM, R. A. (1955). Levels of tissue differentiation in primary roots of *Pisum sativum*. *Am. J. Bot.*, **42**, 529-540.
410. POPHAM, R. A. (1966). *Laboratory Manual for Plant Anatomy*. C. V. Mosby Company, Saint Louis.
411. PRAY, T. R. (1955a). Foliar venation of angiosperms. II. Histogenesis of the venation of *Liriodendron*. *Am. J. Bot.*, **42**, 18-27.
412. PRAY, T. R. (1955b). Foliar venation of angiosperms. III. Pattern and histology of the venation of *Hosta*. *Am. J. Bot.*, **42**, 611-618.
413. PRAY, T. R. (1955c). Foliar venation of angiosperms. IV. Histogenesis of the venation of *Hosta*. *Am. J. Bot.*, **42**, 698-706.
414. PRAY, T. R. (1957). Marginal growth of leaves of monocotyledons: *Hosta*, *Maranta* and *Philodendron*. *Phytomorphology*, **7**, 381-387.
415. PRIESTLEY, J. H. and SWINGLE, C. F. (1929). Vegetative propagation from the standpoint of plant anatomy. *U.S.D.A. Tech. Bull.*, **151**.
416. PRITCHARD, H. N. (1964). A cytochemical study of embryo development in *Stellaria media*. *Am. J. Bot.*, **51**, 472-479.
417. PURI, V. (1952). Placentation in angiosperms. *Bot. Rev.*, **18**, 603-651.
418. RAGHAVAN, V. (1966). Nutrition, growth and morphogenesis of plant embryos. *Biol. Rev.*, **41**, 1-58.
419. RAJU, M. V. S. (1969). Development of floral organs in the sites of leaf primordia in *Pinguicula vulgaris*. *Am. J. Bot.*, **56**, 507-514.
420. RAJU, M. V. S., STEEVES, T. A. and NAYLOR, J. M. (1964). Developmental studies on *Euphorbia esula* L.: apices of long and short roots. *Can. J. Bot.*, **42**, 1615-1628.
421. RAMJI, M. V. (1967). Morphology and ontogeny of the foliar venation of *Calophyllum inophyllum* L. *Aust. J. Bot.*, **15**, 437-443.
422. REINHARD, E. (1956). Ein Vergleich zwischen diarchen und triarchen Wurzeln von *Sinapis alba*. *Z. Bot.*, **44**, 505-514.
423. RICHARDS, F. J. (1948). The geometry of phyllotaxis and its origin. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **2**, 217-245.

424. RIJVEN, A. H. G. C. (1952). *In vitro* studies of the embryo of *Capsella bursa-pastoris*. *Acta bot. neerl.*, **1**, 157-200.
425. RIOPEL, J. L. (1964). Studies on the origin and potentiality of lateral root meristems. *A.S.B. Bull.*, **11**, 54.
426. RIOPEL, J. L. (1966). The distribution of lateral roots in *Musa acuminata* 'Gros Michel'. *Am. J. Bot.*, **53**, 403-407.
427. RIOPEL, J. L. (1969). Regulation of lateral root positions. *Bot. Gaz.*, **130**, 80-83.
428. RIOPEL, J. L. and STEEVES, T. A. (1964). Studies on the roots of *Musa acuminata* cv. Gros Michel. I. The anatomy and development of main roots. *Ann. Bot., N.S.*, **28**, 475-490.
429. ROBARDS, A. W. (1965). Tension wood and eccentric growth in crack willow (*Salix fragilis* L.). *Ann. Bot., N.S.*, **29**, 419-431.
430. ROBERTS, E. H. (1964a). The distribution of oxidation-reduction enzymes and effects of respiratory inhibitors and oxidising agents on dormancy in rice seed. *Physiologia Pl.*, **17**, 14-29.
431. ROBERTS, E. H. (1964b). A survey of the effects of chemical treatments on dormancy in rice seed. *Physiologia Pl.*, **17**, 30-43.
432. ROSADO-ALBERIO, J., WEIER, T. E. and STOCKING, C. R. (1968). Continuity of the chloroplast membrane systems in *Zea mays* L. *Pl. Physiol., Lancaster*, **43**, 1325-1331.
- 432a. ROSEN, W. G. and THOMAS, H. R. (1970). Secretory cells of lily pistils. I. *Am. J. Bot.*, **57**, 1108-1114.
433. ROSSO, S. W. (1968). The ultrastructure of chromoplast development in red tomatoes. *J. Ultrastruct. Res.*, **25**, 307-322.
434. SABLON, LECLERC DU (1885). Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères. *Annls Sci. nat. (Bot.)*, Sér. 7, **1**, 97-134.
435. SACHS, R. M. (1965). Stem elongation. *A. Rev. Pl. Physiol.*, **16**, 73-96.
436. SACHS, R. M. (1968). Control of intercalary growth in the scape of *Gerbera* by auxin and gibberellic acid. *Am. J. Bot.*, **55**, 62-68.
437. SACHS, R. M., BRETZ, C. F. and LANG, A. (1959). Shoot histogenesis: the early effects of gibberellin upon stem elongation in two rosette plants. *Am. J. Bot.*, **46**, 376-384.
438. SACHS, R. M. and LANG, A. (1959). Shoot histogenesis and the subapical meristem: the action of gibberellic acid, Amo-1618, and maleic hydrazide. In *Plant Growth Regulation*, 567-578. Iowa State Univ. Press.
439. SACHS, R. M., LANG, A., BRETZ, C. F. and ROACH, J. (1960). Shoot histogenesis: subapical meristematic activity in a caulescent plant and the action of gibberellic acid and Amo-1618. *Am. J. Bot.*, **47**, 260-266.
440. SACHS, T. (1968a). The role of the root in the induction of xylem differentiation in peas. *Ann. Bot., N.S.*, **32**, 391-399.
441. SACHS, T. (1968b). On the determination of the pattern of vascular tissue in peas. *Ann. Bot., N.S.*, **32**, 781-790.
442. SACHS, T. (1969). Polarity and the induction of organized vascular tissues. *Ann. Bot., N.S.*, **33**, 263-275.
443. SALISBURY, F. B. (1963). *The Flowering Process*. Pergamon Press, Oxford.
444. SALISBURY, F. B. (1969). *Xanthium strumarium* L. In *The Induction of Flowering*, EVANS, L. T., 14-61. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.
445. SANIO, C. (1864). Notiz über Verdickung des Hölzkorpers auf der Markseite bei *Tecoma radicans*. *Bot. Ztg.*, **22**, 61.

446. SATINA, S. (1959). Chimeras. In *Blakeslee: the Genus Datura*, AVERY, A. G., SATINA, S. and RIETSEMA, J., 132-151. Ronald Press Co., New York.
447. SATINA, S., BLAKESLEE, A. F. and AVERY, A. G. (1940). Demonstration of the three germ layers in the shoot apex of *Datura* by means of induced polyploidy in periclinal chimeras. *Am. J. Bot.*, 27, 895-905.
448. SAUTER, J. J. (1969). Autoradiographische Untersuchungen zur RNS- und Proteinsynthese in Pollenmutterzellen, jungen Pollen und Tapetumzellen während der Mikrosporangogenese von *Paeonia tenuifolia* L. *Z. PflPhysiol.*, 61, 1-19.
449. SAUTER, J. J. and MARQUARDT, H. (1967). Die Rolle des Nukleohistons bei der RNS- und Proteinsynthese während der Mikrosporangogenese von *Paeonia tenuifolia* L. *Z. PflPhysiol.*, 58, 126-137.
450. SCHENCK, F. (1893). *Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen*. Vol. II. *Beiträge zur Anatomie der Lianen*. Gustav Fischer, Jena.
451. SCHMIDT, A. (1924). Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. *Bot. Arch.*, 8, 345-404.
452. SCHMIDT, B. L. and MILLINGTON, W. F. (1968). Regulation of leaf shape in *Proserpinaca palustris*. *Bull. Torrey bot. Club*, 95, 264-286.
453. SCHNEIDER, H. (1968). The anatomy of *Citrus*. In *The Citrus Industry*, II. REUTHER, W., BATCHELOR, L. D., and WEBBER, H. J., 1-85. Univ. California, Div. Agri. Sci.
454. SCHÜEPP, O. (1917). Untersuchungen über Wachstum und Formwechsel von Vegetationspunkten. *Jb. wiss. Bot.*, 57, 17-79.
455. SCHULZ, R. and JENSEN, W. A. (1968a). *Capsella* embryogenesis: the synergids before and after fertilization. *Am. J. Bot.*, 55, 541-552.
456. SCHULZ, R. and JENSEN, W. A. (1968b). *Capsella* embryogenesis: the egg, zygote, and young embryo. *Am. J. Bot.*, 55, 807-819.
457. SCHULZ, R. and JENSEN, W. A. (1968c). *Capsella* embryogenesis: the early embryo. *J. Ultrastruct. Res.*, 22, 376-392.
458. SCHULZ, R. and JENSEN, W. A. (1969). *Capsella* embryogenesis: the suspensor and the basal cell. *Protoplasma*, 67, 139-163.
459. SCHWABE, W. W. (1959). Some effects of environment and hormone treatment on reproductive morphogenesis in the *Chrysanthemum*. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, 56, 254-261.
460. SCOTT, P. C., MILLER, L. W., WEBSTER, B. D. and LEOPOLD, A. C. (1967). Structural changes during bean leaf abscission. *Am. J. Bot.*, 54, 730-734.
461. SCURFIELD, G. (1964). The nature of reaction wood. IX. Anomalous cases of reaction anatomy. *Aust. J. Bot.*, 12, 173-184.
462. SCURFIELD, G. and WARDROP, A. B. (1963). The nature of reaction wood. VII. Lignification in reaction wood. *Aust. J. Bot.*, 11, 107-116.
463. SEN, S. (1968). An induced mutant of *Corchorus olitorius* L. with enhanced abscission rate. *Ann. Bot., N.S.*, 32, 863-866.
464. SEXTON, R. and SUTCLIFFE, J. F. (1969). The distribution of β -glycerophosphatase in young roots of *Pisum sativum* L. *Ann. Bot., N.S.*, 33, 407-419.
465. SHARMAN, B. C. and HITCH, P. A. (1967). Initiation of procambial strands in leaf primordia of bread wheat, *Triticum aestivum* L. *Ann. Bot., N.S.*, 31, 229-243.
466. SHUSHAN, S. and JOHNSON, M. A. (1955). The shoot apex and leaf of *Dianthus caryophyllus* L. *Bull. Torrey bot. Club*, 82, 266-283.

467. SIMON, E. W. (1967). Types of leaf senescence. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **21**, 215-230.
468. SIMS, W. L. and GLEDHILL, B. L. (1969). Ethrel effects on sex expression, and growth development in pickling cucumbers. *Calif. Agric.*, **23**, 2, 4-6.
469. SINNOTT, E. W. (1936). A developmental analysis of inherited shape differences in cucurbit fruits. *Am. Nat.*, **70**, 245-254.
470. SINNOTT, E. W. (1939). A developmental analysis of the relation between cell size and fruit size in cucurbits. *Am. J. Bot.*, **26**, 179-189.
471. SINNOTT, E. W. (1944). Cell polarity and the development of form in cucurbit fruits. *Am. J. Bot.*, **31**, 388-391.
472. SINNOTT, E. W. (1945). The relation of growth to size in cucurbit fruits. *Am. J. Bot.*, **32**, 439-446.
473. SINNOTT, E. W. (1963). *The Problem of Organic Form*. Yale University Press, New Haven.
474. SLACK, C. R. and HATCH, M. D. (1967). Comparative studies on the activity of carboxylases and other enzymes in relation to the new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in tropical grasses. *Biochem. J.*, **103**, 660-665.
475. SLADE, B. F. (1957). Leaf development in relation to venation as shown in *Cercis siliquastrum* L., *Prunus serrulata* Lindl. and *Acer pseudo-platanus* L. *New Phytol.*, **56**, 281-300.
476. SMITH, D. L. (1966). Development of the inflorescence in *Carex*. *Ann. Bot., N.S.*, **30**, 475-486.
477. SMITH, D. L. (1967). The experimental control of inflorescence development in *Carex*. *Ann. Bot., N.S.*, **31**, 19-30.
478. SMITH, D. L. (1969). The role of leaves and roots in the control of inflorescence development in *Carex*. *Ann. Bot., N.S.*, **33**, 505-514.
479. SMITH, O.E. (1969). Changes in abscission-accelerating substances with development of cotton fruit. *New Phytol.*, **68**, 313-322.
- 479a. SNOW, M. (1951). Experiments on spirodistichous shoot apices. I. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **235**, 131-162.
480. SNOW, M. and SNOW, R. (1933). Experiments on phyllotaxis. II. The effect of displacing a primordium. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **222**, 353-400.
481. SNOW, M. and SNOW, R. (1942). The determination of axillary buds. *New Phytol.*, **41**, 13-22.
482. SNOW, M. and SNOW, R. (1947). On the determination of leaves. *New Phytol.*, **46**, 5-19.
483. SNOW, R. (1935). Activation of cambial growth by pure hormones. *New Phytol.*, **34**, 347-360.
- 483a. SNOW, R. (1954). Phyllotaxis of flowering teasels. *New Phytol.*, **53**, 99-107.
- 483b. SNOW, R. (1955). Problems of phyllotaxis and leaf determination. *Endeavour*, **14**, 190-199.
484. SÖDING, H. (1926). Über den Einfluss der junge Infloreszenz auf das Wachstum ihres Schaftes. *Jb. wiss. Bot.*, **65**, 611-635.
485. SOETIARTO, S. R. and BALL, E. (1969a). Ontogenetical and experimental studies of the floral apex of *Portulaca grandiflora*. 1. Histology of transformation of the shoot apex into the floral apex. *Can. J. Bot.*, **47**, 133-140.

486. SOETIARTO, S. R. and BALL, E. (1969b). Ontogenetical and experimental studies of the floral apex of *Portulaca grandiflora*. 2. Bisection of the meristem in successive stages. *Can. J. Bot.*, **47**, 1067-1076.
487. SOLEREDER, H. and MEYER, F. J. (1928). *Systematische Anatomie der Monokotyledonen*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
488. SOROKIN, H. P., MATHER, S. N. and THIMANN, K. V. (1962). The effects of auxins and kinetin on xylem differentiation in the pea epicotyl. *Am. J. Bot.*, **49**, 444-454.
489. SOUÈGES, R. (1919). Les premières divisions de l'oeuf et les différenciations du suspenseur chez le *Capsella bursa-pastoris* Moench. *Annls Sci. nat., Bot., Sér. 10*, **1**, 1-28.
490. SOUÈGES, R. (1938-51). *Embryogénie et Classification*. Hermann & Cie., Paris.
491. SPICHTINGER, J. U. (1969). Isolation und Charakterisierung von Sphärosomen und Glyoxisomen aus Tabakendosperm. *Pflanta*, **89**, 56-75.
492. SRIVASTAVA, L. M. (1966). On the fine structure of the cambium of *Fraxinus americana* L. *J. Cell Biol.*, **31**, 79-93.
493. STEEVES, T. A., WICKS, M. A., NAYLOR, J. M. and RENNIE, P. (1969). Analytical studies on the shoot apex of *Helianthus annuus*. *Can. J. Bot.*, **47**, 1367-1375.
494. STERLING, C. (1945). Growth and vascular development in the shoot apex of *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl. II. Vascular development in relation to phyllotaxis. *Am. J. Bot.*, **32**, 380-386.
495. STEVENSON, G. (1970). *The Biology of Fungi, Bacteria and Viruses*. 2nd edition. Edward Arnold, London.
496. STREET, H. E. and MCGREGOR, S. M. (1952). The carbohydrate nutrition of tomato roots. III. The effects of external sucrose concentration on the growth and anatomy of excised roots. *Ann. Bot., N.S.*, **16**, 185-205.
497. STREET, H. E. and ÖPIK, H. (1970). *The Physiology of Flowering Plants: Their Growth and Development*. Edward Arnold, London.
498. SUNDERLAND, N. (1960). Cell division and expansion in the growth of the leaf. *J. exp. Bot.*, **11**, 68-80.
499. SUSSEX, I. M. and CLUTTER, M. E. (1960). A study of the effect of externally supplied sucrose on the morphology of excised fern leaves *in vitro*. *Phytomorphology*, **10**, 87-99.
500. TEPFER, S. S. (1953). Floral anatomy and ontogeny in *Aquilegia formosa* var. *truncata* and *Ranunculus repens*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, **25**, 513-648.
501. TEPFER, S. S. and CHESSIN, M. (1959). Effects of tobacco mosaic virus on early leaf development in tobacco. *Am. J. Bot.*, **46**, 496-509.
502. TEPFER, S. S., GREYSON, R. I., CRAIG, W. R., and HINDMAN, G. L. (1963). *In vitro* culture of floral buds of *Aquilegia*. *Am. J. Bot.*, **50**, 1035-1045.
503. TEPFER, S. S., KARPOFF, A. J. and GREYSON, R. I. (1966). Effects of growth substances on excised floral buds of *Aquilegia*. *Am. J. Bot.*, **53**, 148-157.
504. TETLEY, M. (1930). A study of the anatomical development of the apple and some observations on the 'pectic constituents' of the cell walls. *J. Pomol.*, **8**, 153-172.
505. THIMANN, K. V. (1957). Discussion in: Decennial review conference on tissue culture. *J. natn. Cancer Inst.*, **19**, 660.

506. THODAY, D. (1939). The interpretation of plant structure. *Adv. Sci.*, **1**, 84-104.
507. THOMAS, R. G. (1963). Floral induction and the stimulation of cell division in *Xanthium*. *Science, N.Y.*, **140**, 54-56.
508. THOMPSON, J. and CLOWES, F. A. L. (1968). The quiescent centre and rates of mitosis in the root meristem of *Allium sativum*. *Ann. Bot., N.S.*, **32**, 1-13.
509. THOMSON, B. F. and MILLER, P. M. (1962). The role of light in histogenesis and differentiation in the shoot of *Pisum sativum*. I. The apical region. *Am. J. Bot.*, **49**, 303-310.
510. TOMLINSON, P. B. (1961). *Anatomy of the Monocotyledons. II. Palmae*. Clarendon Press, Oxford.
511. TOMLINSON, P. B. (1964). Stem structure in arborescent monocotyledons. In *The Formation of Wood in Forest Trees*, ZIMMERMANN, M. H., 65-86. Academic Press, New York.
512. TOMLINSON, P. B. and MOORE, H. E., Jr. (1968). Inflorescence in *Nannorrhops ritchiana* (Palmae). *J. Arnold Arbor.*, **49**, 16-34.
513. TOMLINSON, P. B. and ZIMMERMANN, M. H. (1966a). Vascular bundles in palm stems—their bibliographic evolution. *Proc. Am. phil. Soc.*, **110**, 174-181.
514. TOMLINSON, P. B. and ZIMMERMANN, M. H. (1966b). Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*. III. Juvenile phase. *J. Arnold Arbor.*, **47**, 301-312.
515. TOMLINSON, P. B. and ZIMMERMANN, M. H. (1967). The 'wood' of monocotyledons. *Bull. int. Ass. Wood Anat.*, 1967/2, 4-24.
516. TOMLINSON, P. B. and ZIMMERMANN, M. H. (1969). Vascular anatomy of monocotyledons with secondary growth—an introduction. *J. Arnold Arbor.*, **50**, 159-179.
517. TORREY, J. G. (1955). On the determination of vascular patterns during tissue differentiation in excised pea roots. *Am. J. Bot.*, **42**, 183-198.
518. TORREY, J. G. (1957). Auxin control of vascular pattern formation in regenerating pea root meristems grown *in vitro*. *Am. J. Bot.*, **44**, 859-870.
519. TORREY, J. G. (1961). The initiation of lateral roots. In *Recent Advances in Botany*, 808-812. Univ. Toronto Press.
520. TORREY, J. G. (1963). Cellular patterns in developing roots. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **17**, 285-314.
521. TORREY, J. G. (1965). Physiological bases of organization and development in the root. *Handb. PflPhysiol.*, **15**, **1**, 1256-1327.
522. TORREY, J. G. and LOOMIS, R. S. (1967a). Auxin-cytokinin control of secondary vascular tissue formation in isolated roots of *Raphanus*. *Am. J. Bot.*, **54**, 1098-1106.
- 522a. TORREY, J. G. and LOOMIS, R. S. (1967b). Ontogenetic studies of vascular cambium formation in excised roots of *Raphanus sativus* L. *Phytomorphology*, **17**, 401-409.
523. TROMP, J. (1968). Flower-bud formation and shoot growth in apple as affected by shoot orientation. *Acta bot. neerl.*, **17**, 212-220.
524. TUCKER, S. C. (1959). Ontogeny of the inflorescence and the flower in *Drimys winteri* var. *chilensis*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, **30**, 257-336.
525. TUCKER, S. C. (1966). The gynoecial vascular supply in *Caltha*. *Phytomorphology*, **16**, 339-342.
526. TUCKER, S. C. (1968). Meristem, determinate. In *McGraw-Hill Yearbook of Science and Technology* (1968), 250-253. McGraw-Hill, New York.

527. TUCKER, S. C. and GIFFORD, E. M., Jr. (1964). Carpel vascularization of *Drimys lanceolata*. *Phytomorphology*, **14**, 197-203.
528. TUCKER, S. C. and GIFFORD, E. M., Jr. (1966a). Organogenesis in the carpellate flower of *Drimys lanceolata*. *Am. J. Bot.*, **53**, 433-442.
529. TUCKER, S. C. and GIFFORD, E. M., Jr. (1966b). Carpel development in *Drimys lanceolata*. *Am. J. Bot.*, **53**, 671-678.
530. TUKEY, H. B. and YOUNG, J. O. (1939). Histological study of the developing fruit of the sour cherry. *Bot. Gaz.*, **100**, 723-749.
531. TUKEY, H. B. and YOUNG, J. O. (1942). Gross morphology and histology of developing fruit of the apple. *Bot. Gaz.*, **104**, 3-25.
532. TURING, A. M. (1952). The chemical basis of morphogenesis. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **237**, 37-72.
533. VAN FLEET, D. S. (1950). A comparison of histochemical and anatomical characteristics of the hypodermis with the endodermis in vascular plants. *Am. J. Bot.*, **37**, 721-725.
534. VAN FLEET, D. S. (1961). Histochemistry and function of the endodermis. *Bot. Rev.*, **27**, 165-220.
- 534a. VAN ITERSON, G. (1907). Mathematische und mikroskopische-anatomische Studien über Blattstellungen. Fischer, Jena.
535. VAN OVERBEEK, J. and CRUZADO, H. J. (1948). Flower formation in the pineapple plant by geotropic stimulation. *Am. J. Bot.*, **35**, 410-412.
536. VARNER, J. E. and RAM CHANDRA, G. (1964). Hormonal control of enzyme synthesis in barley endosperm. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **52**, 100-106.
537. VASIL, I. K. (1967). Physiology and cytology of anther development. *Biol. Rev.*, **42**, 327-373.
538. VAUGHAN, J. G. (1956). The seed coat structure of *Brassica integrifolia* (West) O.E. Schulz var. *carinata* (A.Br.). *Phytomorphology*, **6**, 363-367.
539. VAUGHAN, J. G. (1959). The testa of some *Brassica* seeds of oriental origin. *Phytomorphology*, **9**, 107-110.
540. VAUGHAN, J. G. (1968). Seed anatomy and taxonomy. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, **179**, 251-255.
541. WASEL, Y. and FAHN, A. (1965). The effects of environment on wood formation and cambial activity in *Robinia pseudacacia* L. *New Phytol.*, **64**, 436-442.
542. WASEL, Y., LIPSHCHITZ, N. and ARZEE, T. (1967). Phellogen activity in *Robinia pseudacacia* L. *New Phytol.*, **66**, 331-335.
543. WASEL, Y., NOAH, I. and FAHN, A. (1966). Cambial activity in *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. II. The production of phloem and xylem elements. *New Phytol.*, **65**, 319-324.
544. WALLENSTEIN, A. and ALBERT, L. S. (1963). Plant morphology: its control in *Proserpinaca* by photoperiod, temperature and gibberellic acid. *Science, N.Y.*, **140**, 998-1000.
545. WARDLAW, C. W. (1928). Size in relation to internal morphology. 3. The vascular system of roots. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **56**, 19-55.
546. WARDLAW, C. W. (1943). Experimental and analytical studies of pteridophytes. I. Preliminary observations on the development of buds on the rhizome of the ostrich fern (*Matteuccia struthiopteris* Tod.). *Ann. Bot., N.S.*, **7**, 171-184.
547. WARDLAW, C. W. (1944). Experimental and analytical studies of pteridophytes. III. Stelar morphology: the initial differentiation of vascular tissue. *Ann. Bot., N.S.*, **8**, 173-188.

548. WARDLAW, C. W. (1947). Experimental investigations of the shoot apex of *Dryopteris aristata* Druce. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **232**, 343-384.
549. WARDLAW, C. W. (1949). Experimental and analytical studies of pteridophytes. XIV. Leaf formation and phyllotaxis in *Dryopteris aristata* Druce. *Ann. Bot., N.S.*, **13**, 163-198.
550. WARDLAW, C. W. (1950). The comparative investigation of apices of vascular plants by experimental methods. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **234**, 583-604.
551. WARDLAW, C. W. (1952). The effect of isolating the apical meristem in *Echinopsis*, *Nuphar*, *Gunnera* and *Phaseolus*. *Phytomorphology*, **2**, 240-242.
552. WARDLAW, C. W. (1953). Comparative observations on the shoot apices of vascular plants. *New Phytol.*, **52**, 195-209.
553. WARDLAW, C. W. (1955). *Embryogenesis in Plants*. Methuen, London.
554. WARDLAW, C. W. (1956). Experimental and analytical studies of pteridophytes. XXXII. Further investigations on the effect of undercutting fern leaf primordia. *Ann. Bot., N.S.*, **20**, 121-132.
555. WARDLAW, C. W. (1957a). The reactivity of the apical meristem as ascertained by cytological and other techniques. *New Phytol.*, **56**, 221-229.
556. WARDLAW, C. W. (1957b). Experimental and analytical studies of pteridophytes. XXXVII. A note on the inception of microphylls. *Ann. Bot., N.S.*, **21**, 427-437.
557. WARDLAW, C. W. (1961). Growth and development of the inflorescence and flower. In *Growth in Living Systems*, ZARROW, M. X., 491-523. Basic Books, Inc., New York.
558. WARDLAW, C. W. (1965a). *Organization and Evolution in Plants*. Longmans, London.
559. WARDLAW, C. W. (1965b). Physiology of embryonic development in cormophytes. *Handb. PflPhysiol.*, **15**, **1**, 844-965.
560. WARDLAW, C. W. (1965c). The organization of the shoot apex. *Handb. PflPhysiol.*, **15**, **1**, 966-1076.
561. WARDLAW, C. W. (1968). *Morphogenesis in Plants*. Methuen, London.
562. WARDROP, A. B. (1964). The reaction anatomy of arborescent angiosperms. In *The Formation of Wood in Forest Trees*, ZIMMERMANN, M. H., 405-456. Academic Press, New York.
563. WARDROP, A. B. (1965). The formation and function of reaction wood. In *Cellular Ultrastructure of Woody Plants*, CÔTÉ, W. A., Jr., 371-390. Syracuse University Press.
564. WARDROP, A. B. and DAVIES, G. W. (1964). The nature of reaction wood. VIII. The structure and differentiation of compression wood. *Aust. J. Bot.*, **12**, 24-38.
565. WAREING, P. F. (1956). Photoperiodism in woody plants. *A. Rev. Pl. Physiol.*, **7**, 191-214.
566. WAREING, P. F. (1958). Interaction between indoleacetic acid and gibberellic acid in cambial activity. *Nature, Lond.*, **181**, 1744-1745.
567. WAREING, P. F. (1969). Germination and dormancy. In *The Physiology of Plant Growth and Development*, WILKINS, M. B., 605-644. McGraw-Hill, London.
568. WAREING, P. F., HANNEY, C. E. A. and DIGBY, J. (1964). The role of endogenous hormones in cambial activity and xylem differentiation. In

The Formation of Wood in Forest Trees, ZIMMERMANN, M. H., 323-344. Academic Press, New York.

569. WAREING, P. F. and NASR, T. (1958). Gravimorphism in trees. Effects of gravity on growth, apical dominance and flowering in fruit trees. *Nature, Lond.*, 182, 379-380.
570. WAREING, P. F. and ROBERTS, L. L. (1956). Photoperiodic control of cambial activity in *Robinia pseudacacia* L. *New Phytol.*, 55, 356-366.
571. WAREING, P. F. and SETH, A. K. (1967). Ageing and senescence in the whole plant. *Symp. Soc. exp. Biol.*, 21, 543-558.
572. WARREN WILSON, J. and WARREN WILSON, P. M. (1961). The position of regenerating cambia—a new hypothesis. *New Phytol.*, 60, 63-73.
573. WARREN WILSON, P. M. and WARREN WILSON, J. (1961). Cambium formation in wounded Solanaceous stems. *Ann. Bot., N.S.*, 25, 104-115.
574. WARREN WILSON, P. M. and WARREN WILSON, J. (1963). Cambial regeneration in approach grafts between petioles and stems. *Aust. J. biol. Sci.*, 16, 6-18.
575. WEBSTER, B. D. (1968). Anatomical aspects of abscission. *Pl. Physiol., Lancaster*, 43, 1512-1544.
576. WEBSTER, B. D. (1969). Abscission. In *McGraw-Hill Yearbook of Science and Technology*, 1969, 85-88. McGraw-Hill, New York.
577. WEISS, C. and VAADIA, Y. (1965). Kinetin-like activity in root apices of sunflower plants. *Life Sci.*, 4, 1323-1326.
578. WETMORE, R. H. and GARRISON, R. (1966). The morphological ontogeny of the leafy shoot. In *Trends in Plant Morphogenesis*, CUTTER, E. G., et al., 187-199. Longmans, London.
579. WETMORE, R. H., GIFFORD, E. M., Jr. and GREEN, M. C. (1959). Development of vegetative and floral buds. In *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals*, WITTHROW, R. B., 255-273.
580. WETMORE, R. H. and RIER, J. P. (1963). Experimental induction of vascular tissues in callus of angiosperms. *Am. J. Bot.*, 50, 418-430.
581. WHALEY, W. G. and WHALEY, C. Y. (1942). A developmental analysis of inherited leaf patterns in *Tropaeolum*. *Am. J. Bot.*, 29, 195-200.
582. WHITMORE, T. C. (1962). Studies in systematic bark morphology. II. General features of bark construction in Dipterocarpaceae. *New Phytol.*, 61, 208-220.
583. WHITMORE, T. C. (1963). Studies in systematic bark morphology. IV. The bark of beech, oak and sweet chestnut. *New Phytol.*, 62, 161-169.
584. WREN, M. J. and HANNAY, J. W. (1963). Ageing in roots of groundsel (*Senecio vulgaris*, L.). I. The root system of seedlings cultured aseptically in darkness. *New Phytol.*, 62, 249-256.
585. WYLIE, R. B. (1951). Principles of foliar organization shown by sun-shade leaves from ten species of deciduous dicotyledonous trees. *Am. J. Bot.*, 38, 355-361.
586. YOUNG, B. S. (1954). The effects of leaf primordia on differentiation in the stem. *New Phytol.*, 53, 445-460.
587. ZEEVAART, J. A. D. (1969). *Perilla*. In *The Induction of Flowering*, EVANS L. T., 116-155. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.
588. ZIMMERMANN, M. H. and TOMLINSON, P. B. (1969). The vascular system in the axis of *Dracaena fragrans* (Agavaceae). I. Distribution and development of primary strands. *J. Arnold Arbor.*, 50, 370-383.
589. ZIMMERMANN, M. H., WARDROP, A. B. and TOMLINSON, P. B. (1968). Tension wood in aerial roots of *Ficus benjamina* L. *Wood Sci. Technol.*, 2, 95-104.



يُعنى هذا
بخاصة كيف
الكتاب بالغ
الجذر، الس
الفواكة وال

الثلث : 7 دينار ليبي